

**Wahrnehmungsmechanismen
und individuelle Variation der Beuteablehnung:
Eine verhaltensphysiologische Untersuchung
an ANOLIS LINEATOPUS (Rept., Iguanidae)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Abteilung für Biologie
der Ruhr-Universität Bochum

von

F. v. BROCKHUSEN-HOLZER

Bochum 1984

Wahrnehmungsmechanismen
und individuelle Variation der Deutungsleistung:
Eine verhaltenspsychologische Untersuchung
an ANOLIS LINGATOPUS (Niedl, Ignatz)



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Wahrnehmungsmechanismen
und individuelle Variation der Beuteablehnung:
Eine verhaltensphysiologische Untersuchung
an ANOLIS LINEATOPUS (Rept., Iguanidae)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Abteilung für Biologie
der Ruhr-Universität Bochum

von

F. v. BROCKHUSEN-HOLZER

Bochum 1984

Inhalt

A.	Einleitung	1
B.	Allgemeine Angaben zu Material und Methode	5
C.	Befunde	13
	1. Intraindividuelle Korrelation der Annahme und Ablehnung der Beutearten .	13
	2. Differenzierte Formen der Ablehnung ..	16
	3. Altersabhängige Ablehnung von Grillen und Ameisen	19
	4. Reihenfolge der Angriffe auf Heimchen und Ameisen	25
	5. Beutewahl und Körpergestalt der Beute	28
	6. Beutewahl und Farbe/Helligkeit der Beute	41
	6.1. Beutewahl und Farbe/Helligkeit der Beute - Abhängigkeit der Reaktion vom Alter	51
	7. Beutewahl und Geschwindigkeit der Beute	55
D.	Diskussion	67
	1. Faktoren, die die Beutewahl beeinflussen	67
	1.1. Einflüsse der Beutemerkmale	67
	1.2. Einflüsse der Versuchstier- eigenschaften	72
	2. Mögliche Verarbeitungsmechanismen	75
	3. Biologische Bedeutung individueller Beutewahl	89
E.	Zusammenfassung	92
F.	Danksagung	95
G.	Literaturverzeichnis	96

A. Einleitung

Für jedes Jungtier ist es lebenswichtig zu wissen, was es fressen kann. Manche Tiere - hauptsächlich Vögel und Säuger - lernen während einer Jugendphase von ihren Eltern, was freßbar ist. Viele Räuberarten dagegen haben diese Möglichkeit nicht. Sie sind bei ihrer ersten Nahrungswahl ganz auf sich selbst gestellt, z.B. viele Reptilien-, Amphibien-, Fisch- und Arthropodenarten. Wenige von ihnen könnten nur durch Versuch und Irrtum ihre Nahrung kennenlernen, und nur Spezialisten mit sehr engem, stabilem Beutespektrum und Tiere mit sehr kurzer Lebensdauer sollten sie angeborenermaßen erkennen und ganz auf Erfahrung verzichten (s. Curio 1976).

Die meisten polyphagen Arten erkennen bestimmte Merkmale, die vielen ihrer Beutetiere gemeinsam sind, angeborenermaßen und lernen Feinabstufungen durch Versuch und Irrtum (Übersicht in Curio 1976). Da nicht alle Individuen einer Art immer zum gleichen Zeitpunkt denselben Teil des Beutespektrums kennenlernen, können so individuelle Unterschiede in der Nahrungsbevorzugung entstehen.

So bevorzugen viele Tiere die Beute, mit der sie bereits vertraut sind und meiden ungewohnte (Übersicht in Curio 1976). Dieses Verhalten ist von Jungtieren beschrieben, die erst ein Futter kennen und dieses jedem neuen vorziehen (Burghardt und Hess 1966, Burghardt 1967, 1969, Rabinowitch 1968, 1969, Capretta 1969, Mahmoud und Lavenda 1969, Fuchs und Burghardt 1971). Bevorzugen ältere Tiere das zuletzt gefressene Futter, spricht man von einer „trainierten Neigung“ (Bryan 1973).

Eine echte Bevorzugung besteht aber nur, wenn die Alternativen gleich gut erkannt werden. Lernt ein Räuber nur einen bestimmten Beutetyp zu „sehen“, entwickelt er ein Suchbild (L. Tinbergen 1960, vergl. Krebs 1973, Curio 1976). Die Entwicklung

eines Suchbildes ist nicht immer scharf von der einer „trainierten Neigung“ zu trennen (Krebs 1973).

Eine weitere mögliche Ursache für individuell verschiedene Reaktionen auf einen Beutetyp ist seine Ähnlichkeit mit einer ungenießbaren Beute. Tiere, die schlechte Erfahrungen mit ungenießbarer Beute gemacht haben, können auf die neue Beute generalisieren und diese ablehnen (s. Curio 1976).

In allen eben beschriebenen Fällen bildet der Räuber eine Bevorzugung aufgrund von Erfahrung mit Beute. Doch auch bei beutenaiven Jungtieren - besonders Reptilien - wurden solche individuellen Bevorzugungen nachgewiesen (Dix 1968, Burghardt 1970, 1975, v.Brockhusen und Curio 1975, Gove und Burghardt 1975, v.Brockhusen 1977, Arnold 1977, 1981 a,b,c). Beutenaive Strumpfbandnattern (Thamnophis sirtalis, T. elegans) aus verschiedenen Gebieten der USA bevorzugen den Duft derjenigen Beute, die in ihrem Ursprungsgebiet am häufigsten ist (Dix 1968, Burghardt 1970, Gove und Burghardt 1975, Arnold 1977, 1981 a,b,c). Diese Bevorzugung wird nicht durch die Beute beeinflusst, die die Mutter während der Trächtigkeit gefressen hat (Burghardt 1970, 1971, Arnold 1981 b), sondern scheint genetisch determiniert zu sein (Arnold 1981 a,b,c) und variiert zwischen Wurfgeschwistern (Burghardt 1970, 1975, Gove und Burghardt 1975, Arnold 1977, 1981 a,b,c).

Auch beutenaive Geschwister von Anolis lineatopus, einer vorwiegend arthropodenfressenden Echse aus Jamaika, unterscheiden sich in ihrer Beuteannahme (v.Brockhusen-Holzer und Heller in Vorb.). Diese Lauerjäger treffen ihre Entscheidung, eine Beute anzugreifen, allein aufgrund visueller Information und setzen ihren ohnehin reduzierten Geruchssinn (Armstrong et al. 1953) nicht ein (Curio und Möbius 1978).

Unter den Schlüpflingen gibt es Beutespezialisten, die ein oder mehrere Beutetiere von fünf gebotenen trotz Hungers ablehnen und Allesfresser, d.h. solche, die alle fünf Beutetiere angreifen. Dabei werden am häufigsten und hartnäckigsten Heimchen und, seltener und kürzer, Asseln abgelehnt, Wachsraupen dagegen nie (v.Brockhusen und Curio 1975, v.Brockhusen 1977). Die übrigen Beutetiere, Getreideschimmelkäferlarven und Mehlwürmer, werden ungefähr so häufig wie Asseln angegriffen. Im Verlauf weniger Monate gleichen sich die Beuteprofile (Annahme- bzw. Ablehnungsmuster) der Spezialisten denen der Allesfresser immer mehr an.

Die Fauna von Jamaika enthält Arthropoden, die den in Bochum gebotenen weitgehend ähnlich sind (Hettrich 1981, Vogel m.d.). Versuche mit auf Jamaika geschlüpften Anolis lineatopus und dort vorkommenden Beutetieren bestätigten die in Bochum gewonnenen Befunde der anfänglich vielfältigen Beuteprofile und ihrer späteren Vereinheitlichung (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck, Vogel in Vorb.).

Die diskontinuierliche Variation der Ethotypen (= Individuen, die ein bestimmtes Beuteprofil zeigen) könnte nur auf der Diskontinuität der gebotenen Beutetiere beruhen. Es ist also fraglich, ob die Ethotypen auf der Ebene der Reizverarbeitung voneinander nur graduell abweichen, oder ob sie auch hier diskrete Klassen bilden. Diese diskreten Klassen wären möglich, wenn man verschiedene beutespezifische afferente „Kanäle“ oder Auslösemechanismen (Curio 1975, 1976) annimmt, die bei den verschiedenen Ethotypen teilweise unterschiedlich arbeiten. Ein für einen bestimmten Beutetyp passender Kanal wäre dann bei einem diesen Beutetyp ablehnenden Schlüpfling gehemmt oder noch nicht entwickelt (Curio 1976).

So könnten z.B. die am häufigsten abgelehnten Heimchen aus anderen Gründen als die übrigen Beutetiere abgelehnt werden, wenn sie einen heimchenspezifischen Auslösemechanismus ansprechen. Die Tatsachen, daß Heimchen länger als andere Beutetiere abgelehnt werden (v.Brockhusen 1977), und daß Heimchenablehner noch im Alter von sechs bis zwölf Wochen eine andere Rangfolge der Bevorzugung für verschieden schnell bewegte Beutetiere zeigen als Heimchenfresser (Lauf 1980), stützen diese Hypothese.

Ein möglicher Grund für die Ablehnung von Heimchen ist ihre Ähnlichkeit mit Ameisen, die noch häufiger als Heimchen von Schlüpflingen und älteren Juvenilen verschmäht werden (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck). Freilanduntersuchungen ergaben, daß es sowohl potentiell gefährliche Ameisenarten wie die beißende Crematogaster brevispinosa und die stechende Solenopsis geminata als auch ähnlich aussehende harmlose Ameisen wie z.B. Pheidole spp. im Biotop von Anolis lineatopus gibt; wahrscheinlich sind Jungtiere empfindlich gegen die Abwehrmechanismen der erstgenannten Ameisen (Vogel 1983), verwechseln sie aber mit den harmlosen. Auf diese können sie in Zeiten geringen Beuteangebots wahrscheinlich nicht verzichten (Hettrich 1981).

Ein Teil der Ethotypenvariation könnte also auf unscharfes Erkennen wehrhafter, potentiell gefährlicher Beute zurückgehen. Wahrscheinlich kann aber damit nicht die Existenz aller Ethotypen erklärt werden.

Die vorliegende Arbeit soll klären, 1) ob alle gebotenen Beutearten einen einheitlichen Wahrnehmungsmechanismus ansprechen, oder ob bestimmte Arten aus verschiedenen Gründen abgelehnt werden (Kap. C 1, 2), 2) ob eine Heimchenablehnung mit dem Ablehnen von Ameisen zusammenhängt (Kap. C 3, 4, 5, 6), und 3) wie sich die Ethotypen Heimchenablehner und Heimchenfresser in ihren Wahrnehmungseigenschaften unterscheiden (Kap. C 3, 5, 6, 7).

Da Anolis nicht auf Beuteattrappen reagieren, mußten immer lebende Beutetiere geboten werden.

B. Allgemeine Angaben zu Material und Methode

B.1. Versuchstiere, deren Aufzucht und Haltung

Die Versuche wurden mit über 700 jungen Anolis lineatopus durchgeführt, die einer seit 1971 bestehenden Gefangenschafts-population entstammten. In diese Population mit durchschnittlich 20 bis 40 Zuchtpaaren wurden in den Jahren 1977 und 1980 jeweils ca. 25 Wildfänge aus Jamaika eingekreuzt, um Inzuchteffekte niedrig zu halten.

Jedes Jungtier wurde unmittelbar nach dem Schlüpfen in eine eigene 9 cm x 9 cm x 12 cm große Plexiglasdose mit quadratischem Boden gesetzt, die mit einem Plastik-Birkenzweig und einem weißen Styroporsteg als Sitz- und Deckungsmöglichkeiten ausgestattet war (Abb. 1). Drei der Seitenwände waren mit dunkelbrauner Dispersionsfarbe (Jansen) gestrichen, sodaß die Versuchstiere voneinander sichtisoliert waren. Der Beobachter konnte sie durch die vierte Wand sehen. Der Luftaustausch erfolgte durch zwei mit Tüll beklebte Fenster, einem kleineren an der Seite und einem größeren im Deckel.

Der Dosenboden war herausgeschnitten und statt dessen eine 1 cm dicke Schaumgummilage eingepaßt. In dieser konnte sich das tägliche Spritzwasser sammeln, so daß in den Dosen hohe Luftfeuchtigkeit herrschte.

Die Dosen standen in PVC-Schalen mit 1,5 cm hohem Rand auf Gitterrosten in einem großen, vorn offenen Styroporkasten 7 cm über dessen Boden. Der Styroporkasten war durch senkrechte Styroporplatten in acht Abteile geteilt, von denen jedes fünf Dosen aufnahm (Abb. 2).



Abb. 1. Junger Anolis in der Standardversuchsdose mit künstlichem Birkenzweig, Styroporsteg (links) und Schlauch zur

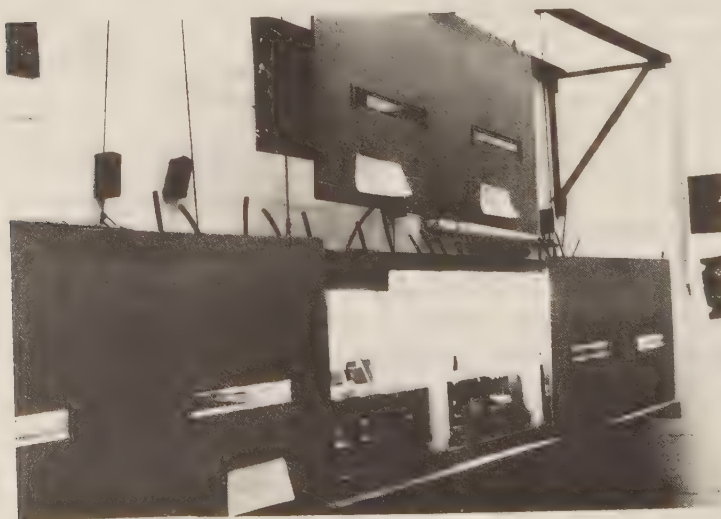


Abb. 2. Styroporkasten mit Versuchsdosen und Sichtblenden. Nähere Angaben im Text.

Der Boden jedes Kastens war mit Sand bedeckt, zwischen Gitterrost und Boden befand sich Wasser in Schalen zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit.

Der Styroporkasten war bodenbeheizt, so daß in den Dosen eine Temperatur von maximal 30° C herrschte. An der Decke der Abteile waren Leuchtstoffröhren angebracht (Osram Typ L 20 W/25), deren Beleuchtungsstärke in den Versuchsdosen 1200 bis 1900 Lux betrug.

Als Sichtblenden zwischen Beobachter und Versuchstier hingen 3 cm vor dem Styroporkasten Preßspanplatten mit Fenstern aus Einwegsichtglas, durch die die Versuchstiere in den Dosen beobachtbar waren. Da die Beutetiere so nur schwer zu sehen waren, wurden zusätzlich in Höhe der Dosenböden kleine Sichtlöcher gebohrt. Die Preßspanplatten ließen sich erschütterungsfrei hochziehen, ohne die Versuchstiere in den Nebenabteilen zu stören.

Jeden Morgen wurden 5 bis 10 ml destilliertes Wasser mit Vitaminzusätzen (2 Tropfen Vigantol, Merck, und 2 Tropfen Polybion, Merck, auf 1 l Aqua dest.) in die Dosen gespritzt. Die Versuchstiere leckten von diesem Wasser wie im Freiland Regen- und Tautropfen (Rand 1967). Der Rest sammelte sich in dem Schaumstoffboden der Dosen (s.o.).

Die Versuchstiere wurden direkt nach dem Schlüpfen und danach in Abständen von einer bis vier Wochen auf einer Laborwaage (Mettler H 45, Meßgenauigkeit 0,5 mg) gewogen.

B.2. Beutetiere und Versuchsdurchführung

Als Beute wurden europäische Arthropoden geboten; Vertreter gleicher Ordnungen werden von A. lineatopus auf Jamaika gefressen (Hettrich 1981).

In fast allen Versuchen wurden die folgenden fünf „Standard-Beutetiere“ in den Kopf-Rumpflängen wie angegeben verwendet:

- 1) Larven des Heimchens (Acheta domesticus, Abb. 3a), Größe 4 bis 8 mm.
- 2) Rollasseln (Armadillidium pictum, Abb. 3b), Größe 2 bis 6 mm.
- 3) Mehlwürmer (Larven des Mehlkäfers Tenebrio molitor, Abb. 3c), Größe 5 bis 12 mm.
- 4) Larven des Getreideschimmelkäfers (Alphitobius diaperinus, Abb. 3d), Größe 5 bis 12 mm.
- 5) Raupen der Großen und Kleinen Wachsmotte (Galleria mellonella, Achroea grisella, Abb. 3e), Größe 5 bis 12 mm.

Zusätzlich wurden in einigen Versuchsreihen folgende Beutetiere geboten:

- 6) Kahlrückige Waldameisen (Formica polyctena, Abb. 3f), Größe 5 bis 7 mm.
- 7) Schwarze Wegameisen (Lasius niger, Abb. 3g), Größe 4 bis 5 mm.
- 8) Gelbe Wiesenameisen (Lasius flavus, Abb. 3g), Größe 4 bis 5 mm, Gestalt bis auf die Farbe sehr ähnlich L. niger.
- 9) Larven der Sardischen Grille (Gryllus bimaculatus, Abb. 3h), Größe 4 bis 6 mm. Sie waren entsprechend großen Heimchenlarven bis auf die schwarze Farbe ähnlich, bewegten sich aber seltener und langsamer.

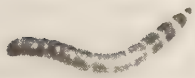
Die Beutetiere wurden bei heruntergezogener Sichtblende durch undurchsichtige graue Plastikschläuche (Durchmesser 1 cm), die von oben durch Styroporkasten und Dosendeckel ragten, in die Dose geworfen. Dort liefen sie meist auf dem Boden herum. Die Ameisen bewegten sich häufiger und schneller als die übrigen Beutetiere; als einzige liefen sie nicht nur auf dem Boden, sondern auch an den Wänden der Dose hoch.



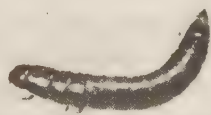
a) Heimchenlarve



b) Rollassel



c) Mehlwurm



d) Getreideschimmel-
käferlarve



e) Wachsräupe



f) Kahlrückige Wald-
ameise



g) Weg- und Wiesen-
ameisen



h) Sardische Grillen-
larve

Nicht gefressene Beutetiere wurden mit einer Pinzette wieder aus der Dose entfernt. Dazu wurde entweder die Dose etwas angehoben, oder, wenn sich das Beutetier im oberen Teil befand, der Deckel geöffnet. Bei solchen Manipulationen zeigten die Versuchstiere keine oder nur kurze Beunruhigung.

Meist wird ein Beutetier vom Anolis sofort bemerkt, wenn es auf den Boden der Dose fällt. Er fixiert es einäugig mehr oder weniger lange, wendet sich dann ab oder springt in meist zwei Sätzen hinzu. Aus der Nähe betrachtet er das Beutetier beidäugig. Dann wendet er sich entweder ab oder schnappt zu. Mit zunehmender Freßerfahrung oder höherem Alter folgen die verschiedenen Phasen der Beutefanghandlungen schneller aufeinander oder werden so verkürzt, daß der Anolis sich mit einem Satz auf die Beute stürzt und sie sofort verschlingt (Rand 1967, Curio 1970, v.Brockhusen 1977, Moermond 1981).

Die meisten Versuchstiere reagierten sehr schnell auf die angebotene Beute und schnappten sie innerhalb von 3 s oder aber überhaupt nicht. Nur wenige Anolis brauchten bis zum Angriff durchschnittlich länger.

Da frischgeschlüpfte Anolis erst etwa vom dritten Tag an fressen, begannen die Fütterungen sämtlich erst am fünften Tag nach dem Schlüpfen. Dadurch war sichergestellt, daß alle Versuchstiere etwa gleich freßbereit waren. Jedes Versuchstier bekam an jedem Tag ein Beutetier geboten. Wenn es die Beute binnen 5 min nicht angriff, wurde sie entfernt und zur Kontrolle auf Hunger 5 min lang eine Wachsruppe geboten, da sie das beliebteste Beutetier ist (v.Brockhusen 1977). Verschmähte das Versuchstier auch die Wachsruppe, wurde sie ebenfalls entfernt und ihm an diesem Tag nichts mehr geboten.

Die Darbietungsfolge der Beutetiere war zufällig mit der Ausnahme, daß Heimchen fast immer am ersten Tag, spätestens

aber am 3. Tag angeboten wurden, um Heimchenablehner und Heimchenfresser möglichst früh unterscheiden zu können (vergl. v. Brockhusen 1977). Waren alle fünf Beutetiere geboten, begann die Darbietungsfolge von neuem. Älteren Versuchstieren wurden entsprechend ihrer Größe auch größere Beutetiere geboten (Tab. 1).

B.3. Auswertung

Bei jeder Darbietung wurden protokolliert: Art und Größe der Beutetiere, die Zeitdauer vom ersten Fixieren bis zum Zupacken (im folgenden als Latenzzeit bezeichnet) und bei 166 zufällig gewählten Versuchstieren das Verhalten während der Latenzzeit. Die Ablesegenauigkeit betrug bei den Längenmessungen der Beutetiere ± 1 mm, bei den Zeitmessungen $\pm 0,5$ s.

Als abgelehnt wurde ein Beutetier dann bezeichnet, wenn die danach zur Kontrolle gebotene Wachsraupe gefressen wurde. Verschmähte das Versuchstier auch diese, galten beide Beutetiere als nicht gefressen.

Von 370 Anolis wurden sämtliche Versuchsdaten auf Lochkarten gespeichert. Entsprechend der jeweiligen Fragestellung konnten so die Daten mit dem Rechner (TR 440) des Rechenzentrums der Ruhr-Universität ausgewertet werden.

Die Versuchstiere griffen häufig entweder sofort an oder lehnten ab, was als „Latenzzeit“ von 300 s protokolliert wurde. Die Latenzzeiten waren deshalb nie normal verteilt und ließen sich selten in eine Normalverteilung transformieren. So waren weder parametrische Tests noch Varianzanalysen durchführbar. P-Werte beruhen immer auf zweiseitiger Fragestellung.

Besonderheiten der Versuchsmethodik und der Auswerteverfahren für einzelne Fragestellungen werden am jeweiligen Ort unten beschrieben.

Tab. 1. Größenverteilung der verschieden alten Anolis lineatopus gebotenen Beutetiere. Obere Zeile jeweils Prozentsätze, darunter Stichprobengröße.

Anolis	Beutetiere														
	Heimchen			Assel		Getreidekäfer- larve		Mehlwurm		Wachsräupe					
Alter in Tagen	4-5 mm	6-7 mm	≥8 mm	2-3 mm	4-5 mm	≥6 mm	5-8 mm	9-11 mm	12-16 mm	5-8 mm	9-11 mm	12-16 mm	5-8 mm	9-11 mm	12-16 mm
5-12	81,9	17,6	0,4	76,2	23,1	0,7	50,0	47,4	2,6	30,9	64,7	4,4	28,4	61,5	10,2
	562	121	3	327	99	3	229	217	12	155	325	22	254	550	91
21-28	53,2	45,9	0,9	57,2	42,3	0,5	35,2	50,0	14,8	22,5	50,5	27,0	34,9	39,6	25,5
	124	107	2	112	83	1	69	98	29	50	112	60	82	93	60
37-44	39,8	59,7	0,5	39,7	56,9	3,4	29,9	57,6	12,4	14,4	54,1	31,5	25,8	39,8	34,3
	68	102	1	69	99	6	53	102	22	26	98	57	52	80	69
61-68	24,7	71,3	4,0	22,8	59,8	17,4	10,1	54,5	35,4	11,7	49,6	38,7	15,7	36,3	48,0
	25	72	4	21	55	16	10	54	35	13	55	43	16	37	49

C. Befunde

C.1. Intraindividuelle Korrelation der Annahme und Ablehnung der Standard-Beutearten

Um erste Hinweise auf mögliche Erkennungsmechanismen zu bekommen, die der Beutewahl von *Anolis* zugrunde liegen, wurde geprüft, ob die Annahme bzw. Ablehnung einer Beuteart überzufällig häufig zusammen mit der Annahme bzw. Ablehnung einer anderen Beuteart auftritt.

Methode

Die Versuche wurden mit den fünf Standard-Beutetieren (S. 8) durchgeführt. Für jedes der 370 Versuchstiere wurden zwei verschiedene Beuteprofile bestimmt. Profil 1 gibt an, ob ein Beutetier innerhalb der ersten 10 Tage angegriffen wurde oder nicht, und verzichtet dabei auf die Kontrolle auf mangelnden Hunger. Profil 2 unterscheidet zwischen abgelehnter und nicht gefressener Beute wie auf S. 11 beschrieben. Wurde z.B. eine Beute innerhalb der ersten 10 Versuchstage zweimal geboten und das erste Mal abgelehnt, das zweite Mal aber gefressen, so gilt sie in Profil 1 als angegriffen, in Profil 2 aber als abgelehnt. Während Profil 1 also eine frühzeitige Änderung des Beuteverzichts berücksichtigt, dafür jedoch nicht zwischen „nicht gefressen“ und „abgelehnt“ unterscheidet, registriert Profil 2 eine anfängliche echte Ablehnung ohne Rücksicht auf ihre Dauer.

Der Vorteil dieser differenzierten Profile gegenüber früheren Methoden (v.Brockhusen 1977) ist, daß auch die Versuchstiere erfaßt werden, die während der Erstdarbietung ein oder mehrere Beutetiere nicht fressen, sowie 57 Versuchstiere, die innerhalb der ersten 10 Versuchstage nicht alle fünf Beutetiere bekamen. Dadurch konnte die Stichprobe erheblich vergrößert werden.

Ergebnisse

Nach Siegel (1956) wurden für einzelne Paare von Beutetieren die Kontingenzkoeffizienten C als Maß für die Häufigkeit einer gleichartigen Reaktion auf sie bestimmt. Da die Stichprobengrößen annähernd gleich waren, sind die C -Werte vergleichbar; die obere Grenze für C ist 0,707 bei maximaler Korrelation. Der dazu notwendige χ^2 -Test war immer anwendbar.

In Profil 1 zeigt sich für jedes Paar von Beutetieren eine gesicherte Beziehung zwischen Angriff und Nicht-Angriff (Tab. 2): Versuchstiere, die ein Beutetier innerhalb der ersten 10 Tage nie angreifen, tun dies im gleichen Zeitraum eher auch bei den Darbietungen eines anderen Beutetiers als Versuchstiere, die ein Beutetier angreifen.

In Profil 2 liegen die sicherbaren C -Werte nur für die Paare Heimchen-Assel und Assel-Getreidekäferlarve vor. Für diese Paare ist also die Übereinstimmung von Annahme und Ablehnung überzufällig häufig.

Tab. 2. Kontingenzkoeffizienten der Annahme und Ablehnung der fünf Standard-Beutearten. Werte für Profil 1 (S. 13) oberhalb der Diagonale, für Profil 2 (S. 13) unterhalb. * : $p \leq 0,05$, **: $p \leq 0,01$, ***: $p \leq 0,001$

	Heimchen	Assel	Getreide- käferlarve	Mehlwurm	Wachsräupe
Heimchen		0,326 ***	0,197 ***	0,183 ***	0,122 *
Assel	0,156 **		0,297 ***	0,273 ***	0,157 **
Getreide- käferlarve	0,063	0,166 **		0,442 ***	0,367 ***
Mehlwurm	0,024	0,025	0,092		0,337 ***
Wachsräupe	0,027	0,040	0,074	0,091	

Es ist demnach wahrscheinlicher, daß z.B. ein Heimchenablehner eine Assel ablehnt als ein Heimchenfresser. Entsprechend gilt für einen Asselablehner, daß er Getreidekäferlarven eher als ein Asselfresser ablehnt. Die Schlüsselreize, die eine Ablehnung der Beute hervorrufen, könnten daher bei Heimchen und Assel und bei Assel und Getreidekäferlarve ähnlich sein. Da es in Profil 2 keine Korrelation zwischen der Ablehnung bzw. Annahme von Heimchen und Getreidekäferlarven gibt, ist es möglich, daß Heimchenablehner Asseln aufgrund anderer Schlüsselreize oder einer anderen Verarbeitung der Schlüsselreize ablehnen als die Ablehner von Getreidekäferlarven.

Folgerungen

Profil 1, das nur zwischen Angriff und Nicht-Angriff unterscheidet und dabei die Kontrolle auf mangelnden Hunger unbeachtet läßt, zeigt einen allgemeinen Zusammenhang zwischen den Reaktionen auf alle Beutetiere.

Profil 2 dagegen prüft die Beziehungen bei echter Ablehnung. Hier zeigen sich spezifischere Zusammenhänge: Ein Teil der Anolis reagiert auf Heimchen und Asseln überzufällig häufig gleichartig, ein anderer Teil auf Asseln und Getreidekäferlarven. Alle reagieren auf die übrigen Beutetiere von diesen Reaktionen unabhängig.

C.2. Differenzierte Formen der Ablehnung

Die Ergebnisse der Kontingenzbestimmung für verschiedene Beutetiere ließen es möglich erscheinen, daß junge Anolis die Schlüsselreize bestimmter Beutetiere ähnlich und die anderer Beutetiere davon verschieden verarbeiten. Ein weiterer möglicher Hinweis für eine unterschiedliche Verarbeitung wären Unterschiede in den Verhaltensweisen bei der Ablehnung der Beutetiere. Dies wurde in der folgenden Versuchsreihe geprüft.

Methode

Bei 166 Anolis wurden die bei der Erstdarbietung der fünf Standard-Beutetiere, der Grillenlarve und der gelben Wiesen- sowie der schwarzen Wegameise gezeigten Verhaltensweisen protokolliert. Um Unterschiede in der Ablehnung zu erfassen, wurden die Verhaltensweisen in die folgenden neun Kategorien von „Flucht“ bis „starkes Interesse“ eingeteilt:

- 1 = Ausbruchsversuch, Flucht
- 2 = Versuchstier ist desinteressiert, fixiert kurz, wendet sich ab und schließt die Augen
- 3 = Versuchstier fixiert ab und zu bis dauernd
- 4 = Versuchstier reckt sich, beugt sich vor
- 5 = Versuchstier springt etwas näher
- 6 = Versuchstier springt auf etwa halbe Distanz zum Beutetier, springt dann wieder weg oder zeigt sich anders desinteressiert
- 7 = Versuchstier springt auf halbe Distanz, fixiert ab und zu bis dauernd
- 8 = Versuchstier springt bis zum Beutetier, fixiert, zögert, springt weg oder zeigt sich desinteressiert
- 9 = Versuchstier springt bis zum Beutetier, wieder weg, wieder hin und wiederholt dies evtl. mehrmals

Diese Daten wurden für alle Versuche, in denen das Beutetier nicht angegriffen worden war, ausgewertet. Zeigte das Versuchstier mehrere Verhaltensweisen verschiedener Kategorien, wurde die höchste Kategorie im Sinne von Interesse gewertet. Die Kategorien 5 bis 9 (= Versuchstier nähert sich dem Beutetier) wurden zusammengefaßt und ihre Häufigkeit bei Ablehnung und Nichtfressen untersucht. Da alle Versuchstiere Mehlwürmer, Getreidekäferlarven und Wachsraupen häufig angriffen, wurden die Daten für diese Beutetiere zusammengefaßt.

Ergebnisse

Wie bereits bekannt (v.Brockhusen 1977), wurden auch von den Anolis dieser Versuchsreihe die verschiedenen Beutetiere verschieden häufig abgelehnt bzw. nicht gefressen (Abb. 4, $p < 0,001$, r.c-Felder-Tafel). Vor einer echten Ablehnung näherten sich die Versuchstiere den einzelnen Beutetieren verschieden häufig ($p < 0,01$, k.2-Felder-Tafel), und zwar Mehlwurm und Getreidekäferlarve signifikant seltener als Assel, Heimchen, Grillenlarve und den Ameisen (Abb. 4 unten, $p < 0,05$, k.2-Felder-Tafel). Dagegen unterschieden sich die Häufigkeiten der Annäherung nicht, wenn anschließend auch das Kontrollbeutetier nicht gefressen wurde (Abb. 4 unten, k.2-Felder-Tafel).

Folgerungen

Ein sorgfältiges Prüfen der Beute tritt am häufigsten vor einer Ablehnung auf und seltener, wenn das Versuchstier gar nichts angreift. Es ist gleich häufig gegenüber Assel, Grillenlarve, schwarzer und gelber Ameise, in der Tendenz seltener gegenüber dem Heimchen und signifikant seltener gegenüber Mehlwurm, Getreidekäferlarve und Wachsraupe. Die Vermutung, daß der Ablehnung verschiedener Beutetiere eine unterschiedliche Reizverarbeitung zugrunde liegt, wird durch diese Befunde unterstützt. Auch hier deuten sich diese Unterschiede wie bei der Kontingenzanalyse nur bei echter Ablehnung an, nicht aber bei Nichtfressen.

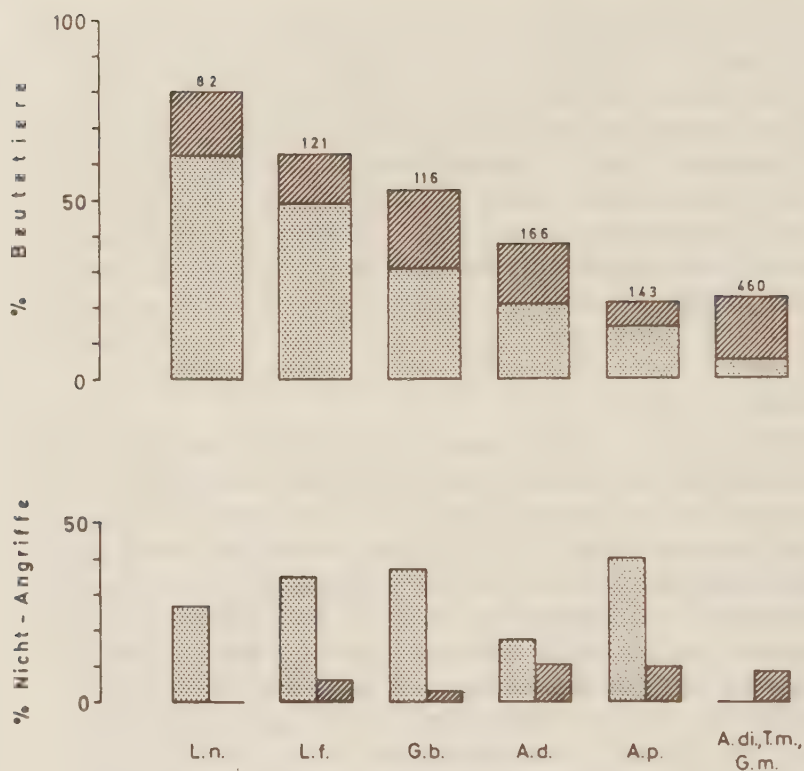


Abb. 4. Relative Anteile der abgelehnten (punktiert) und der nicht gefressenen (schraffiert) Beutetiere während der jeweils ersten Darbietung (oben), und die relativen Anteile der Nicht-Angriffe, bei denen Annäherung vorkam (unten). L.n.=Schwarze Wegameise, L.f.=Gelbe Wiesenameise, G.b.=Schwarze Grille, A.d.=Heimchen, A.p.=Assel, A.di.=Getreidekäferlarve, T.m.=Mehlwurm, G.m.=Wachssraupe.

Man kann die Verhaltensweisen der Kategorien 5 - 9 (S. 16) als unvollständigen Angriff (S. 10) ansehen. Möglicherweise hemmen bestimmte Merkmale der Ameisen, Grillen und Asseln manchmal den vollständigen Handlungsablauf.

C.3. Altersabhängige Ablehnung von Grillen und Ameisen

Die vorliegenden Ergebnisse legen nahe, daß Heimchen aus anderen Gründen als Mehlwürmer und Getreidekäferlarven abgelehnt werden, da die Schlüpflinge Heimchen unabhängig von ihrer Reaktion auf Mehlwurm und Getreidekäferlarve verschmähten. Für diese Annahme spricht auch, daß die Anolis Heimchen vor einer Ablehnung häufiger als Mehlwurm und Getreidekäferlarve genau prüften.

Asseln scheinen zum Teil aus ähnlichen Gründen wie Heimchen abgelehnt zu werden, da auch sie häufig näher geprüft wurden und viele Asselablehner auch Heimchen ablehnten. Andere Versuchstiere dagegen zeigten eine Beziehung zwischen Assel- und Getreidekäferlarvenablehnung (Tab. 2).

Auch die Ablehnungsdauer der Standard-Beutetiere unterschied sich entsprechend der oben gemachten Annahme. Schon nach wenigen Darbietungen griffen anfängliche Ablehner Mehlwurm und Getreidekäferlarve an. Asseln dagegen wurden zum Teil länger verschmäht und Heimchen am hartnäckigsten (v.Brockhusen 1977).

Auch Ameisen werden lange wiederholt abgelehnt, wie Versuche auf Jamaika zeigen (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck). Diese Befunde sowie die des vorigen Kapitels, daß sich die Versuchstiere auch Ameisen vor einer Ablehnung häufig näherten, legen nahe, daß es eine Beziehung zwischen Heimchenablehnung und dem Ablehnen von Ameisen gibt. Dies sollen weitere Versuche prüfen. Dafür werden ausschließlich die Ethotypgruppen Heimchenfresser und Heimchenablehner untersucht.

Im folgenden Kapitel geht es zum einen um die Frage, ob und wie sich die Antworten verschieden alter Anolis auf erstmalig gebotene Heimchen und Ameisen unterscheiden, zum anderen, ob sich Heimchenfresser gegenüber Ameisen anders verhalten als Heimchenablehner.

Um einen möglichst differenzierten Überblick über die Verschiedenheit der Reaktionen auf augenscheinlich ähnliche Beutetiere verschieden alter Anolis zu erhalten, wurde das Beutespektrum der Standard-Beutetiere um die schwarze Grille und drei Ameisenarten (S. 8) erweitert. Neben der überindividuellen Auswertung der Daten aller Versuchstiere wurden Heimchenablehner und Heimchenfresser getrennt auf ihre Reaktion auf die beiden Ameisen der Gattung Lasius geprüft.

Methode

a) 5-15 Tage alte Versuchstiere

Frühere Ergebnisse (v.Brockhusen 1977) begründeten die Annahme, daß in den ersten zehn Versuchstagen die Reaktion auf die Erstdarbietung eines bestimmten Standard-Beutetiers nicht von der Erfahrung mit vorher gebotenen Standard-Beutetieren beeinflußt wird. Einzige Ausnahme war das Heimchen, dessen Angriffsrate mit zunehmender Darbietungsanzahl stieg. Aus diesem Grund wurde es spätestens am dritten Versuchstag geboten.

Da ein Zusammenhang zwischen den Reaktionen auf Heimchen und denen auf die schwarze Grillenlarve, die gelbe Wiesen- sowie die schwarze Wegameise möglich schien, sollte ein gegenseitiger Einfluß von Erfahrung, z.B. Generalisation, aufgrund der Darbietung dieser Beutetiere vermieden werden. Deshalb wurde jedes Versuchstier nur mit einem dieser drei Beutetiere geprüft.

Aus den gleichen Gründen bekamen 20 Versuchstiere die gelbe Ameise an den ersten beiden Versuchstagen vor der Darbietung eines Heimchens, 32 andere Versuchstiere danach. Entsprechend wurde die schwarze Ameise 26mal vor und 23mal nach dem Heimchen geboten. Eine 3-Weg-Kontingenzanalyse (Sokal und Rohlf 1981) zeigte, daß die Reihenfolge der Darbietungen und die Reaktionen auf Heimchen bzw. Ameisen nicht voneinander abhängen ($G=1,730$ bzw. $3,964$; $Fg=4$). Die Daten konnten also für die Auswertung zusammengefaßt werden. Die Grillenlarve wurde grundsätzlich erst nach einer Heimchendarbietung geboten.

b) Ältere Versuchstiere

In dieser Versuchsreihe wurde nach Ende der Erstdarbietungen der fünf Standard-Beutetiere der jeweilige Darbietungszyklus wiederholt. In verschiedenen Altersstufen (16 - 34 Tage, 35 - 55 Tage, 56 - 76 Tage) wurden dann den Anolis erstmalig die schwarze Grillenlarve, die Weg- und die Wiesenameise geboten. Die Versuchstiere waren bei der Erstdarbietung der Grillenlarve und der gelben Ameise naiv in bezug auf die schwarze Ameise.

Weitere 35 16-34 Tage alte Anolis bekamen erstmalig Heimchen.

Zusätzlich wurde als Beutetier die ebenfalls schwarze Waldameise Formica polyctena verwandt, die wegen ihrer Körpergröße erst Versuchstieren im Alter von wenigstens fünf Wochen angeboten werden konnte. Die Versuchstiere waren bei allen Erstdarbietungen anderer Beutetiere naiv bezüglich Formica.

Ergebnisse

5-15 Tage alte Versuchstiere greifen Heimchen signifikant häufiger an als schwarze Grillen sowie gelbe Wiesen- und schwarze Wegameisen (Abb. 5, r.c-Felder-Tafel). Auf die letztgenannten drei Beutetiere reagieren sie etwa gleich. Gegen diesen Schluß könnte man einwenden, daß die Versuchstiere diese drei Beutetiere sehr häufig ablehnen und dadurch an eine obere Grenze der negativen Reaktion gekommen sind, an der nicht mehr differenziert werden kann. Wie aber die Versuche mit 35-55 Tage alten Anolis und der schwarzen Waldameise zeigen, gibt es Beutetiere, die nicht nur selten, sondern gar nicht angegriffen und damit statistisch gesichert anders behandelt werden.

Zwei bis fünf Wochen (16-34 Tage) alte Anolis greifen alle bis auf einen Heimchen an. Auch die schwarzen Grillen fressen sie häufiger als die jüngeren Versuchstiere ($p < 0,01$, r.c-Felder-Tafel), die beiden gebotenen Ameisenarten dagegen lehnen sie weiterhin ab.

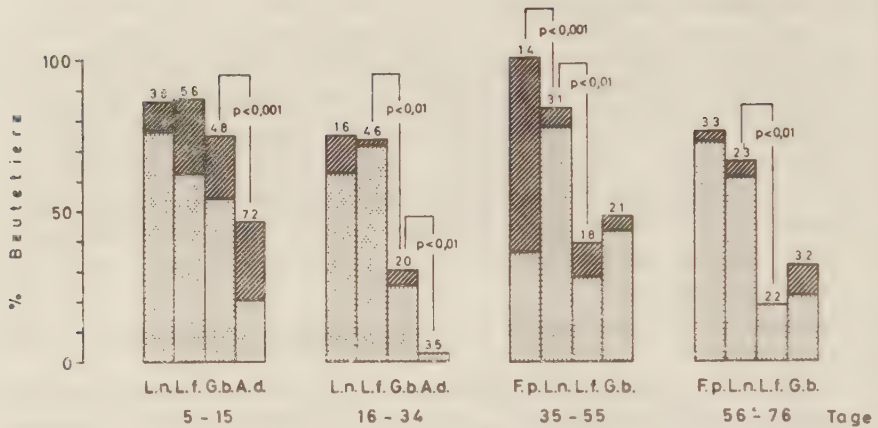


Abb. 5. Relative Anteile der abgelehnten (punktiert) bzw. nicht gefressenen (schraffiert) Beutetiere während der jeweils ersten Darbietung, abhängig vom Alter. Größe der Stichproben über den Säulen. F.p.=Kahlrückige Waldameise, L.n.=Schwarze Wegameise, L.f.=Gelbe Wiesenameise, G.b.=Schwarze Grille, A.d.=Heimchen.

Fünf bis acht Wochen (35-55 Tage) alte Versuchstiere wurden auch mit der Waldameise (Formica polyctena) getestet. Die Reaktionen auf sie unterschieden sich signifikant von denen auf die ebenfalls schwarze Wegameise (L. niger). Formica wurde häufig nicht gefressen, während Lasius abgelehnt wurde.

In diesem Alter wird die gelbe Wiesenameise etwa so häufig angegriffen wie die schwarze Grillenlarve und nicht mehr so häufig abgelehnt wie die schwarze Wegameise (Abb. 5). Die Versuchstiere lehnen also nicht mehr jede Ameise ab, sondern beginnen zu differenzieren.

Über acht Wochen alte Anolis reagieren auf die beiden schwarzen Ameisen etwa übereinstimmend mit Ablehnung. Formica wird jetzt ebenfalls abgelehnt und nicht mehr hauptsächlich „nicht gefressen“. Die gelbe Wiesenameise und die schwarze Grille werden immer noch signifikant häufiger angegriffen.

Die Versuchstiere, die nach ihrer ersten Reaktion auf Heimchen in Heimchenablehner und Heimchenfresser eingeteilt wurden, unterschieden sich nicht signifikant in ihren Reaktionen auf die gelbe und schwarze Ameise (Abb. 6, 3-Weg-Kontingenzanalyse nach Sokal und Rohlf 1981). Lediglich die mit dem Alter steigende Häufigkeit der Angriffe auf die gelbe Wiesenameise wird nochmals sichtbar.

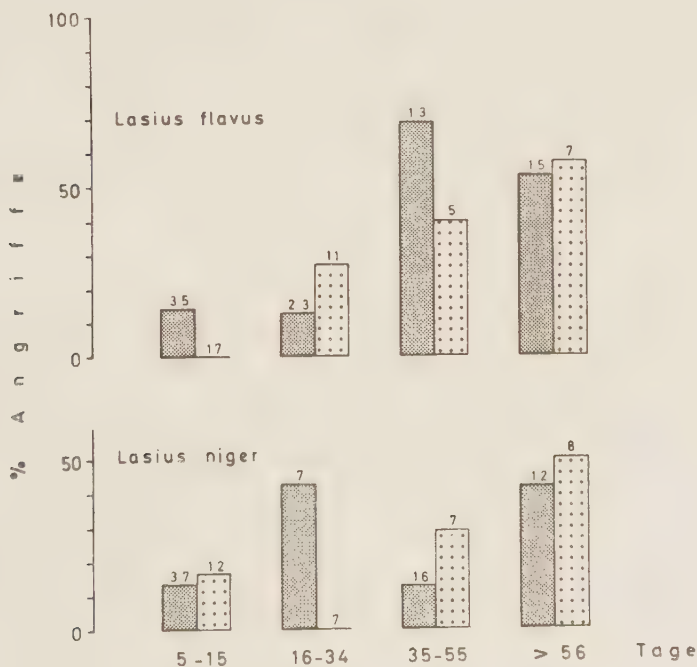


Abb. 6. Relative Anteile der angegriffenen gelben Wiesenameise (oben) bzw. schwarzen Wegameise (unten) bei der Erstdarbietung in verschiedenen Altersstufen, abhängig vom Ethotyp Heimchenfresser (dunkel) und Heimchenablehner (hell punktiert). Stichprobengröße über den Säulen.

Folgerungen

Während die Versuchstiere von den ersten Versuchstagen an zwischen gelben (Heimchen) und schwarzen Grillen unterscheiden, tun sie es zwischen gelben und schwarzen Ameisen erst im Alter von fünf und mehr Wochen. Dann greifen sie häufiger als jüngere gelbe Ameisen an, die schwarzen dagegen lehnen sie in allen Altersstufen zu einem gleichbleibenden Anteil ab. Die Farbe/Helligkeit eines Beutetiers beeinflusst das Verhalten der Anolis sowohl abhängig von anderen Eigenschaften des Beutetiers (Grille bzw. Ameise) als auch abhängig vom Alter des Versuchstiers.

Die Ethotypen Heimchenablehner und Heimchenfresser unterscheiden sich in keiner Altersstufe nachweislich in ihren Reaktionen auf die Ameisen.

Fünf bis acht Wochen alte Versuchstiere reagieren auf die Waldameise Formica häufiger mit „nicht fressen“ als auf andere Beutetiere. Da nicht anzunehmen ist, daß diese Versuchstiere gerade vor Darbietungen von Formica satter sind als vor solchen anderer Beutetiere, scheint der Anblick der Waldameise einen Angriff auf die danach gebotene Wachsruppe zu hemmen. Mit zunehmendem Alter antworten die Versuchstiere reizspezifischer, nämlich mit einer Ablehnung der Formica. Die beiden Lasius-Ameisen wurden von den Versuchstieren in keiner Altersstufe so häufig „nicht gefressen“.

C.4. Reihenfolge der Angriffe auf Heimchen und Ameisen

Die eben besprochenen Versuche zeigen, daß die Anolis Ameisen noch häufiger und noch länger als Heimchen ablehnen (Abb. 5). Die Ergebnisse konnten aber noch keine Hinweise auf einen möglichen Zusammenhang zwischen den Reaktionen auf diese Beutetiere geben, da in der Auswertung von jedem Versuchstier immer nur eine Reaktion auf ein Beutetier berücksichtigt wurde. Die Auswertung nach Ethotypen ergab, daß bis auf zwei keines der 29 Versuchstiere, die anfangs Heimchen abgelehnt hatten, Ameisen angriff (Abb. 6). Diese beiden Heimchenablehner bekamen die Wegameise (L. niger) später als Heimchen in der Darbietungsfolge und griffen beim nächsten Mal das Heimchen sofort an. Es ist also nicht klar, ob es Anolis gibt, die schon Ameisen angreifen, wenn sie noch Heimchen ablehnen.

Der folgende Versuch sollte weitere Hinweise geben, ob die Schlüpflinge unabhängig von ihren Reaktionen auf Heimchen Ameisen ablehnen, oder ob es eine Beziehung zwischen dem ersten Angriff auf ein Heimchen und dem auf eine Ameise gibt. Dazu mußte der zeitliche Abstand zwischen Ameisen- und Heimchendarbietung möglichst gering und das Versuchstier bei beiden Darbietungen gleich hungrig sein.

Methode

13 Versuchstiere wurden direkt nach dem Schlüpfen in eine anders eingerichtete Dose gesetzt, in der statt des Zweiges zwei Glasröhrchen so angebracht waren, daß sie durch eines der Seitenfenster ragten. Ihr äußeres Ende war mit einem Stopfen verschließbar (Abb. 7).

Von außen wurden abwechselnd in das vordere oder das hintere Röhrchen ein Heimchen gegeben und, nachdem es entfernt worden war, eine gelbe Wiesenameise in das andere Röhrchen. So sollte eine mögliche Ortsdressur gering gehalten werden.



Abb. 7. Veränderte Versuchsdose für die Untersuchung der Erstangriffe auf Heimchen und Ameisen. Oben: Gesamtansicht, unten: Versuchstier fixiert ein Heimchen im Röhrchen.

Die Beutetiere liefen in dem Glasrohr hin und her. Die Anolis konnten die Beutetiere wohl angreifen, aber nicht fressen und blieben auf diese Weise hungrig und angriffsbereit.

Am Tage seines ersten Angriffs bekam ein Versuchstier nach der Darbietung der Ameise fünf *Drosophila* als Futter. Danach wurde ihm drei Tage nacheinander nur die Ameise geboten. Wenn das Versuchstier in dieser Zeit die Ameise nie angriff, wurde am dritten Tag nach der Ameise ein Heimchen geboten, um zu kontrollieren, ob das Versuchstier nicht gegen das Röhrchen adressiert war.

Die Beutetiere wurden 15 min statt 5 min geboten, da das Beschicken der Röhrchen eine Störung darstellen konnte, und bei diesem Versuch ohne Sichtblende im verdunkelten Raum aus 2 m Abstand beobachtet wurde.

Ergebnisse

Die Versuchstiere wurden nicht durch die Glasröhrchen adressiert (s. auch Curio und Möbius 1978), denn sie griffen das am dritten Tag gebotene Heimchen nicht signifikant seltener an als gleichalte ein freilaufendes ($\chi^2=1,10$, Vierfelder Test). Alle Versuchstiere griffen Heimchen früher an als die Ameise, eines griff am ersten Versuchstag beide Beutetiere an. Kein Versuchstier lehnte Heimchen länger als drei und Ameisen länger als 12 Darbietungen lang ab.

Die Latenzzeiten bei den ersten Angriffen auf Heimchen waren kürzer als die entsprechenden auf die Ameisen ($p \leq 0,05$, Wilcoxon-Test).

Folgerungen

Im Alter von 17 Tagen haben alle Versuchstiere die Ameise angegriffen, während unter den in Kap. C.3 beschriebenen Bedingungen von noch älteren Anolis Ameisen abgelehnt werden. Die Ablehnungsdauer von Ameisen scheint also wie die von Heimchen (s. Lauf 1980) durch Hunger und/oder wiederholte Darbietungen stark verkürzt zu werden, aber nie mehr als die von Heimchen. Diese Ergebnisse sprechen dafür, daß es eine Beziehung zwischen Heimchen- und Ameisenangriff gibt, und daß Ameisen aus ähnlichen Gründen wie Heimchen abgelehnt werden.

C.5. Beutewahl und Körpergestalt der Beute

Die Beziehungen zwischen der Angriffsbereitschaft für Heimchen und der für Ameisen stützten die Annahme, daß beide Beutetiere aus ähnlichen Gründen abgelehnt werden. Ameisen scheinen aber mehr und/oder stärkere Hemmreize zu haben, wie die fehlenden Angriffe auf Wachsräupen nach dem Anblick einer Waldameise (s. S. 22) sowie die häufigen Annäherungen an Ameisen vor einer Ablehnung (s. S. 17) nahelegen. Diese Hemmreize sollten in den folgenden Versuchen identifiziert werden.

Hierzu wurden drei Merkmale der Ameise bzw. des Heimchens verändert, nämlich der Petiolus bzw. Thorax, der Gaster bzw. das Abdomen und die Beine. Diese Merkmale wurden bei Heimchen ameisenähnlich und bei Ameisen heimchenähnlich gemacht. Die veränderten Heimchen und Ameisen sollten in bezug auf Angriffshäufigkeit durchschnittlich zwischen unveränderten Heimchen und Ameisen stehen. Heimchen mit den vermutlich stark angriffshemmenden Reizen von Ameisen sollten mehr als sonst abgelehnt, und Ameisen, wenn sie nur noch die schwächeren der Heimchen tragen, mehr als sonst angegriffen werden. Je besser die angriffshemmenden Reize bei der Veränderung getroffen wären, um so weniger sollte sich die Reaktion z.B. auf ein so verändertes Heimchen von der auf eine normale Ameise unterscheiden und umgekehrt.

Die Versuche mußten mit Formica durchgeführt werden, da die kleineren Lasius-Ameisen die Veränderungen ihrer Gestalt nur selten überlebten. Da die Ablehnung der Ameisen altersabhängig ist, wurden die Versuchstiere in dem Alter geprüft, in dem Formica erstmals angegriffen wird, so daß eine differenzierte Reaktion auf die Ameisen-Muster zu erwarten war.

Voraussetzung für diese Versuche war, daß alle Versuchstiere Heimchen fraßen, da von Heimchenablehnern keine Reaktion auf irgendeins der gebotenen Beutetiere zu erwarten gewesen wäre.

Methode

Insgesamt 56 fünf bis zwölf Wochen alte Versuchstiere wurden nach Alter, Gewicht, Ethotyp und Vorerfahrung mit Lasius gleichmäßig in sechs Versuchsgruppen a - f eingeteilt. Die Tiere dieser sechs Gruppen bekamen an sechs aufeinanderfolgenden Tagen drei lebende Heimchen-Muster und drei entsprechende Ameisen-Muster, also an jedem Tag ein Beutetier, 5 min lang geboten. Wenn ein Versuchstier dieses nicht angriff, wurde zur Kontrolle auf fehlenden Hunger eine Wachsruppe geboten. Die Reihenfolge der Darbietungen war für jede Versuchsgruppe anders, und es wiederholte sich keine Aufeinanderfolge zweier Beutetiere (Tab. 3).

30 Versuchstiere wurden in drei Darbietungsfolgen mit jeweils neuen Beutetier-Mustern mit Ausnahme von Ho bzw. Ao in I und II getestet (s. Tab. 3), wobei zwischen der ersten und zweiten Darbietungsfolge 16 Tage und zwischen der zweiten und dritten zwei Tage lagen. Die restlichen 26 Versuchstiere wurden nur mit Darbietungsfolge III getestet.

Alle Beutetiere waren 7 ± 1 mm lang. Die Sprungbeine der Heimchen wurden durch schmal geschnittene Strohhalbstücke, die mit Mehlkleister an die Tibien geklebt wurden, ameisenähnlich verlängert. Petiolusverdickung und Abdomenverlängerung bzw. -verdickung wurde ebenfalls mit Mehlkleister erreicht. Die Beutetiere wurden mit schwarzer bzw. rotbrauner Lebensmittelfarbe (Siegle, Stuttgart) mit Zusatz von Schellack bemalt.

Auf diese Weise wurden folgende Beutetier-Muster hergestellt (vergl. Abb. 8):

Ho = schwarz gefärbtes Heimchen

Ho1 = - mit aufgemaltem rotbraunem Strich auf dem Thorax
als Petiolus

H1 = - mit schwarzem aufgemaltem Petiolus

Tab. 3. Darbietungsfolgen im Lateinischen Quadrat (nach Quine und Cullen 1964). Abkürzungen s. S. 29 ff.

		V e r s u c h s t a g					
		1	2	3	4	5	6
V e r s u c h s t i e r g r u p p e	Darbietungsfolge I						
	a	A2	Ao	H1	A1	H2	Ho
	b	H1	A2	H2	Ao	Ho	A1
	c	H2	H1	Ho	A2	A1	Ao
	d	Ho	H2	A1	H1	Ao	A2
	e	A1	Ho	Ao	H2	A2	H1
	f	Ao	A1	A2	Ho	H1	H2
	Darbietungsfolge II						
	a	Ao	H3	A3	A12	H12	Ho
	b	A3	Ao	H12	H3	Ho	A12
	c	H12	A3	Ho	Ao	A12	H3
	d	Ho	H12	A12	A3	H3	Ao
	e	A12	Ho	H3	H12	Ao	A3
	f	H3	A12	Ao	Ho	A3	H12
	Darbietungsfolge III						
	a	H23	Ho1	A13	H13	Ao1	A23
	b	A13	H23	Ao1	Ho1	A23	H13
	c	Ao1	A13	A23	H23	H13	Ho1
	d	A23	Ao1	H13	A13	Ho1	H23
	e	H13	A23	Ho1	Ao1	H23	A13
	f	Ho1	H13	H23	A23	A13	Ao1

- H2 = - mit um 1,5 mm verdicktem Abdomen
H3 = - mit um 3 mm verlängerten Sprungbeinen
H12 = - mit aufgemaltem Petiolus + dickem Abdomen
H13 = - mit aufgemaltem Petiolus + langen Beinen
H23 = - mit dickem Abdomen + langen Beinen
- Ao = unveränderte Ameise
Ao¹ = -, rotbrauner Petiolus schwarz bemalt
A1 = - mit verdicktem schwarzen Petiolus, Thorax und Gaster gehen ineinander über
A2 = - mit um 1,5 mm verlängertem Gaster
A3 = - ohne Tarsen an den beiden hinteren Beinpaaren
A12 = - mit dickem Petiolus + langem Gaster
A13 = - mit dickem Petiolus + kurzen hinteren Beinpaaren
A23 = - mit langem Gaster + kurzen hinteren Beinpaaren

Der Zusatz von I oder II, z.B. HoI, bedeutet, daß das Beutetier in Darbietungsfolge I bzw. II geboten wurde.

Die veränderten Beutetiere zeigten keine Bewegungen, die die unveränderten Beutetiere nicht auch zeigten, allerdings schienen sie langsamer zu laufen und häufiger still zu stehen.

Die Auswertung der Angriffe und der rechten Ablehnungen erfolgte nach zwei Kriterien, einmal nach den Latenzzeiten, d.h. den Zeiten zwischen Entdeckung des Beutetiers und Angriff, zum anderen nach den protokollierten Verhaltensweisen, die in Kapitel C.2 (S. 16) vorgestellten Kategorien 1-9 eingeteilt wurden. Die Skala wurde um folgende drei Kategorien erweitert:

- 10 = Angriff mit Latenzzeit von 151 - 300 s
11 = " " " " 11 - 150 s
12 = " " " " 1 - 10 s

Zeigte ein Versuchstier Verhaltensweisen verschiedener Kategorien, so wurde in der Auswertung die höchste im Sinne von Interesse berücksichtigt.

Ergebnisse

Die Auswertung der Latenzzeiten erbrachte hauptsächlich bei den Heimchendarbietungen differenzierte Ergebnisse, die der Verhaltensweisen bei den Ameisendarbietungen, da hier die meisten Ablehnungen erfolgten.

Die Versuchstiere lehnten die Beutetiere zum größten Teil ab, nur wenige griffen nach unterschiedlich langer Latenzzeit an. Da diese Daten bimodal verteilt waren, ließen sie sich nach dem Lateinischen Quadrat nicht auswerten und waren auch durch keine Transformation in eine Normalverteilung zu verwandeln. Daher konnte auch keine parametrische Varianzanalyse durchgeführt werden.

Bei einer nach Heimchenablehnern und Heimchenfressern bzw. nach der Vorerfahrung mit Lasius getrennten Analyse war weder ein Einfluß des Ethotyps noch der Vorerfahrung mit Ameisen statistisch nachweisbar mit der einzigen Ausnahme von H13. Die Daten wurden daher für die folgenden Auswertungen zusammengefaßt.

Um zu prüfen, ob die Reihenfolge der Darbietungen die Reaktion auf ein bestimmtes Beutetier beeinflusste, wurden mit dem Kruskal-Wallis-Test die Reaktionen der Versuchstiere jeder Gruppe auf die einzelnen Beutetiere, die jeder Gruppe an einem anderen Versuchstag geboten wurden, gegeneinander getestet. Einige Beutetiere unterlagen einem Einfluß der Darbietungsreihenfolge, nämlich Ho in der ersten Darbietungsfolge (HoI) hinsichtlich beider Auswertungsmethoden, Ho in der zweiten Darbietungsfolge (HoII) bezüglich Latenzzeiten, A3 bezüglich Verhaltensweisen und H23 sowie A13 bezüglich Latenzzeiten. Bei Vergleichen der Reaktionen auf diese Beutetiere mit denen auf Beutetiere anderer Darbietungsfolgen wurden daher nur die Daten des jeweils ersten Versuchstages verwendet, bei Vergleichen innerhalb einer Darbietungsfolge wurden aufgrund der Stichprobengröße alle Daten gebraucht.

Die Darbietungsfolge III wurde sowohl an Versuchstieren, die bereits Darbietungsfolge I und II durchlaufen hatten, als auch an im Durchschnitt 3,5 Wochen jüngeren Versuchstieren, die noch keine veränderten Heimchen und Ameisen gesehen hatten, geprüft. Die beiden Versuchstiergruppen unterschieden sich zwar in den Latenzzeiten und Verhaltensweisen gegenüber wenigen Beutetieren; faßt man jedoch die Ergebnisse im χ^2 -Omnibus-Test von Fisher und Pearson zusammen, so unterscheiden sich die beiden Versuchstiergruppen nicht.

Man kann daher vermuten, daß auch die Latenzzeiten und Verhaltensweisen der Versuchstiere in II sich wahrscheinlich nicht signifikant von denen versuchsnaiver jüngerer Versuchstiere unterscheiden. Für Ao ist dies nachgewiesen, da dieses Beutetier sowohl in I als auch in II geboten wurde. Für Ho ist es nicht nachweisbar, da das Verhalten der Versuchstiere gegenüber diesem Beutetier von den vorher gebotenen Beutetieren beeinflusst wird. Da in I andere Beutetiere als in II geboten werden, unterscheiden sich auch die Reaktionen auf Ho. Außerdem war der Zeitabstand von 16 Tagen zwischen den Darbietungsfolgen I und II wesentlich größer als der von 2 Tagen zwischen II und III, über den hinweg schon kein Einfluß mehr nachweisbar war.

Die Reaktionen wurden mit dem Wilcoxon-Test gegeneinander getestet für Beutetiere in ein und derselben Darbietungsfolge und für die in den Darbietungsfolgen I und II. Die Reaktionen in der Darbietungsfolge III wurden mit dem Mann-Whitney-U-Test mit denen der Folgen I und II verglichen. Die Fragestellung war immer zweiseitig. Die Nullhypothese lautete: Die Versuchstiere unterscheiden trotz der verschiedenen Abwandlungen zwischen Heimchen und Ameisen, nicht aber innerhalb dieser Mustergruppen. Die Alternativhypothese, daß die Versuchstiere

zwischen den einzelnen Heimchen-Mustern und ähnlich zwischen den Ameisen-Mustern unterscheiden, muß bei der gegebenen Anzahl von Vergleichen auf dem $\leq 0,3\%$ - Niveau gesichert werden (Sach 1968)⁺. Liegen die p-Werte im interspezifischen Vergleich über 0,1, so kann mit großer Sicherheit angenommen werden, daß die Versuchstiere nicht zwischen den betreffenden Mustern von Ameisen und Heimchen unterscheiden (Tab. 4).

Die Bedingungen für einen Test waren nicht erfüllt, wenn die Anzahl der Differenzen in beiden Stichproben unterhalb eines kritischen Wertes lag, die beiden Stichproben also in den meisten Werten übereinstimmten.

Innerhalb der Beutearten gibt es unterhalb des 0,3 % - Niveaus signifikante Unterschiede zwischen

- AoI und A1 in den Verhaltensweisen
- AoI und A12 in den Verhaltensweisen
- A3 und A23 in den Verhaltensweisen.

Alle intraspezifischen Unterschiede in den Latenzzeiten liegen oberhalb der 1 % - Schranke.

Zwischen den Beutearten gibt es keine Unterschiede oberhalb des 10 % - Niveaus zwischen

- HoI und A1 in den Latenzzeiten und Verhaltensweisen
- H2 und A1 in den Verhaltensweisen
- H13 und A1 in den Verhaltensweisen
- H13 und A2 in den Verhaltensweisen
- H13 und A12 in den Verhaltensweisen
- H13 und A3 in den Verhaltensweisen *
- Ho1 und A3 in den Verhaltensweisen *
- H23 und A12 in den Verhaltensweisen *

⁺ $p=1-(1-a)^n$; $a=1-(p-1)^{\frac{1}{n}}$; $a=1-(0,05-1)^{\frac{1}{17}}=0,003$

* mögliche Stichprobenfehler bei Verwendung nur der Daten der Erstdarbietungen.

Tab. 4. p-Werte für den Vergleich der Antworten auf veränderte Heimchen und Ameisen. In der oberen rechten Hälfte Auswertungen der Verhaltensweisen, in der unteren linken Hälfte Auswertungen der Latenzzeiten. Unterstrichen: Intraspezifische Unterschiede unterhalb $p=0,003$ und interspezifische Unterschiede oberhalb $p=0,1$; /: Stichprobe zu klein; n.e.: Bedingungen für den betreffenden Test sind nicht erfüllt; Beute*: Verhaltensweisen von Darbietungsreihenfolge beeinflusst, daher verminderte Stichprobe; *Beute: entsprechendes gilt für Latenzzeiten. Nur eingeschränkt zulässige p-Werte in Klammern, näheres siehe Text.

	*HoI	**HoII	HoI	H1	H2	H3	H12	H13	*H23	AoI	AoII	AoI	A1	A2	A3*	A12	*A13	A23
HoI	-	/	(,440)	(,347)	(,542)	/	/	,079	,690	(,001)	/	,003	(,193)	(,058)	/	/	,016	,001
*HoII	/	-	,390	,556	,188	,431	,190	,234	,766	,001	,002	,003	,001	,001	(,012)	,019	,003	,003
HoI	,616	,510	-	,181	,260	,959	,792	,955	,719	,001	,001	,001	,006	,002	<u>,773</u>	,022	,001	,001
H1	(,268)	/	,033	-	,470	,123	,113	,973	,486	,002	,001	,060	,089	,006	/	,083	,059	,003
H2	(,359)	/	,128	,969	-	,208	,110	,912	,329	,002	,018	,094	<u>,380</u>	,017	/	<u>,129</u>	,060	,008
H3	/	(,946)	,428	,323	,241	-	,633	,063	,230	,001	,001	,002	,001	,001	(,001)	,001	,001	,001
H12	/	(,304)	,918	,014	,095	,258	-	,029	,078	,001	,001	,001	,002	,001	(,001)	,001	,001	,001
H13	,102	,043	,944	,695	,766	,349	,028	-	,726	,003	,017	,001	<u>,153</u>	<u>,117</u>	<u>,226</u>	<u>,292</u>	,008	,002
*H23	,691	,841	,354	,030	,040	,283	,212	,432	-	,001	,001	,001	,013	,005	<u>,548</u>	,082	,002	,006
AoI	(,008)	/	,001	,004	,008	,001	,001	,001	,001	-	,206	,036	<u>,003</u>	,081	/	<u>,002</u>	,027	,948
AoII	/	,007	,001	,008	,004	,001	,001	,004	,001	n.e.	-	,154	,211	<u>,330</u>	(,024)	,007	,208	,605
AoI	,001	,001	,001	,018	,005	,001	,001	,001	,001	,095	,357	-	,672	,818	,037	,326	,148	,229
A1	(,109)	/	,001	,020	,098	,001	,001	,012	,001	n.e.	n.e.	,679	-	,560	/	,580	,962	,131
A2	(,001)	/	,001	,001	,002	,001	,001	,001	,001	n.e.	n.e.	,782	n.e.	-	/	,064	,848	,123
A3*	/	(,008)	,001	,001	,001	,001	,001	,035	,001	n.e.	n.e.	,833	n.e.	/	-	(,750)	,188	<u>,003</u>
A12	/	(,001)	,001	,004	,004	,004	,001	,048	,001	n.e.	n.e.	,906	n.e.	n.e.	n.e.	-	,292	,020
*A13	,032	,008	(,004)	,092	,063	,021	,009	(,001)	(,009)	n.e.	,672	(,148)	,536	n.e.	n.e.	,309	,450	-
A23	,001	,001	,001	,013	,006	,001	,001	,001	(,001)	,118	,505	n.e.	,856	,118	,965	,751	(,688)	-

Abb. 2 zeigt die Beutetier-Muster entlang einer Beliebtheits-skala, im oberen Teil geordnet nach der Rangfolge der Mediane der Latenzzeiten (logarithmische Auftragung), im unteren Teil nach der Rangfolge der Mediane der Verhaltensweisen. Die Medianwerte wurden bei Beutetier-Mustern, deren Annahme von der Darbietungsreihenfolge beeinflusst wurde, aus den Daten des ersten Versuchstags gebildet, bei den übrigen Beute-Mustern aus allen verfügbaren Daten der Angriffe und der Ablehnungen.

Man kann die Beutetiere in fünf ähnliche Reaktionen auslösende Gruppen einteilen.

1. Die beliebtesten Heimchen.- HoII und HoI, die unveränderten Heimchen der Darbietungsfolgen I und II, H12 mit aufgemaltem Petiolus und verdicktem Abdomen, H3 mit langen Beinen und H23 mit verdicktem Abdomen und langen Beinen werden mit Ausnahme der von der Darbietungsreihenfolge beeinflussten Beute-Muster deutlich von den Ameisen-Mustern unterschieden.

2. Die von den Versuchstieren nicht eindeutig klassifizierten Heimchen.- Ho1 mit aufgemaltem roten Petiolus wird von der Gruppe der jüngeren Versuchstiere häufiger angegriffen als von der der älteren. Die Reaktionen auf dieses Heimchen-Muster unterscheiden sich nicht von denen auf A3.

Die Versuchstiere unterscheiden H1 mit aufgemaltem Petiolus von allen Ameisen-Mustern.

3. Die am wenigsten beliebten Heimchen und die beliebtesten Ameisen.- H2 mit verdicktem Abdomen und H13 mit aufgemaltem Petiolus und langen Beinen werden ähnlich wie Ameisen behandelt.

A12 mit verdicktem Petiolus und langem Abdomen und A3 mit kurzen Beinen werden ähnlich wie Heimchen behandelt und von den unbeliebten Ameisen unterschieden.

4. Die von den Versuchstieren nicht eindeutig klassifizierten Ameisen.- A13 mit verdicktem Petiolus und kurzen Beinen wird

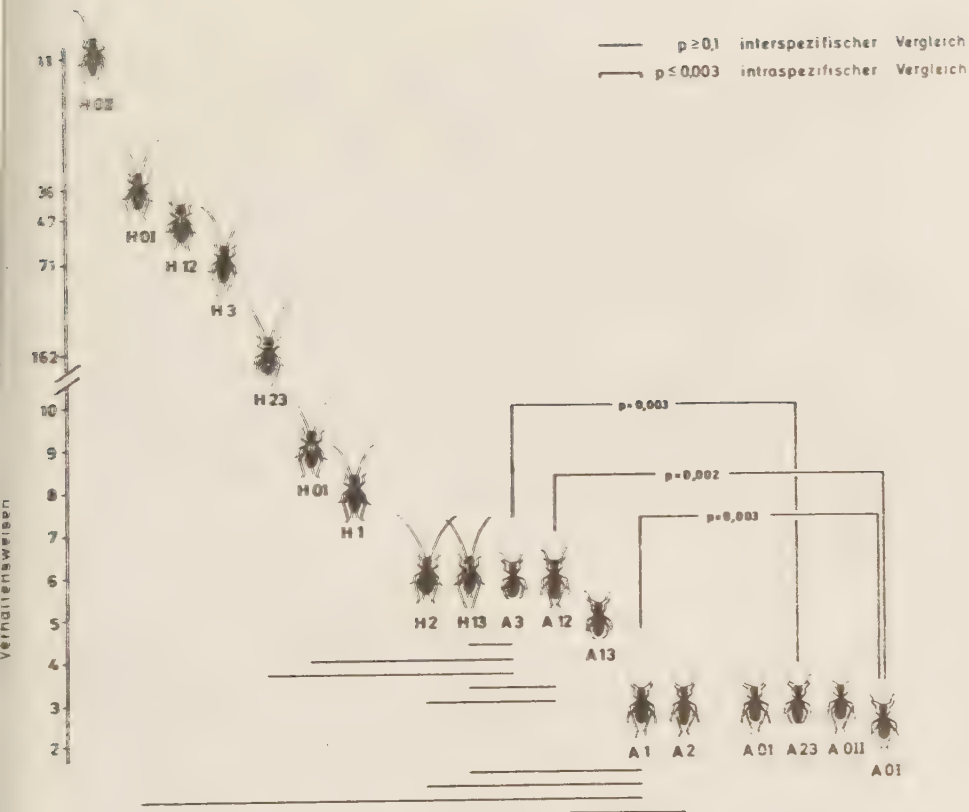


Abb. 3. Rangfolge der Beutetiere nach den Medianen der Reaktionen der Versuchstiere. Rang der beliebtesten Beutetiere (oben) in Latenzzeiten, der anderen in Verhaltensweisen ausgedrückt (vergl. Text). Mitte der Beutetiere gilt als Ordinatenwert. Oberhalb der Beutetiere intraspezifische Unterschiede auf dem 0,3 % - Niveau, unterhalb interspezifische Nichtunterscheidungen bei $p = 0,1$.

weder von den anderen Ameisen-Mustern unterschieden noch mit Heimchen-Mustern verwechselt.

A1 mit verdicktem Petiolus unterscheiden die Versuchstiere nicht von H13, H2 und HoI, wohl aber von einem der unbeliebten Ameisen-Muster, AoI.

A2 mit verlängertem Abdomen steht auf gleicher Höhe mit A1 und Ao1, die Versuchstiere unterscheiden es aber von allen Heimchen-Mustern außer H13, jedoch von keinem Ameisen-Muster.

5. Die am wenigsten beliebten Ameisen.- Ao1 mit schwarzem Petiolus, A23 mit verlängertem Abdomen und verkürzten Beinen sowie AoI und AoII, die unveränderten Ameisen haben bis auf AoI den gleichen Median wie A1 und A2, werden aber von allen Heimchen-Mustern unterschieden.

Folgerungen

Wie erwartet, stehen die unveränderten Beutetiere an den Enden der Beliebtheitsskala. Fast alle veränderten Heimchen sind beliebter als die veränderten Ameisen, nur zwei Heimchen-Muster haben denselben Rang wie die beiden beliebtesten Ameisen-Muster. Die Veränderungen haben also nur eine schwache Durchmischung bewirkt.

Sucht man die wirksamsten Änderungen, so zeigt sich, daß fast keine so wirksam ist, daß sie immer besonders beliebt bzw. unbeliebt macht. Die Versuchstiere scheinen also die veränderten Merkmale nicht unabhängig voneinander zu verarbeiten.

Die einzige Veränderung, die Ameisen stets angreifbarer macht, ist die Maskierung des Petiolus. Dagegen schützt der aufgemalte Petiolus der Heimchen nicht zwangsläufig vor Angriffen, was allerdings an der unzureichenden Nachbildung der Ameisentaille liegen kann. Die Farben rot und schwarz des Petiolus scheinen bei beiden Beutetieren die Reaktionen nicht unterschiedlich zu beeinflussen.

Gruppe 3 enthält die unbeliebten Heimchen und die beliebten Ameisen, nämlich die Ameisen- bzw. Heimchen-Muster, die auf der gleichen Beliebtheitsstufe stehen. Dennoch sind bei diesen Heimchen und Ameisen nicht die gleichen Merkmale verändert. Die Versuchstiere scheinen also die veränderten Merkmale abhängig vom Beutetier verschieden zu verarbeiten. Dafür spricht auch, daß die Versuchstiere gut zwischen den beliebten und unbeliebten Ameisen-Mustern unterscheiden, nicht aber zwischen den Heimchen-Mustern.

Außerdem sollten die Heimchen, die in zwei Merkmalen ameisen-ähnlicher gemacht wurden, mit der Ameise, die im dritten Merkmal heimchenähnlicher ist, am häufigsten verwechselt werden und umgekehrt, wenn die Merkmale an beiden Beutetieren gleich verarbeitet werden. Die Versuchstiere dürften also am wenigsten unterscheiden können zwischen A1 und H23, A2 und H13, A3 und H12, H1 und A23, H2 und A13, H3 und A12. Dies trifft nur für A2 und H13 zu.

H13 wird als einziges Beutetier-Muster von ameisen erfahrenen Anolis häufiger angegriffen als von ameisen naiven.

Eine ethotypisch verschiedene Reaktion auf die Beutetiere konnte nicht nachgewiesen werden, obwohl die Stichprobengröße mit der in den Versuchen von Lauf (1980) vergleichbar war, der bei gleichalten Versuchstieren verschiedene Antworten auf andere Reize nachwies. Die Versuchstiere scheinen die hier untersuchten Merkmale unbeeinflusst von ihrem (früheren) Ethotyp einheitlich zu verarbeiten und unterscheiden dabei gut zwischen Heimchen und Ameisen. Die Veränderungen an Heimchen und Ameisen beeinflussen also nicht die bereits auf S.23 festgestellte Einheitlichkeit der Reaktion der Ethotypen auf Ameisen.

Möglicherweise wurde in diesen Versuchen kein für die Ameisen-ablehnung verantwortlicher angriffshemmender Reiz getroffen.

Es ist daher nicht möglich zu entscheiden, ob Heimchen und Ameisen aufgrund ähnlicher Reize oder aus verschiedenen Gründen abgelehnt werden.

Die Bewegung der Beutetiere war in diesem Versuch nicht kontrolliert. Die veränderten Heimchen und Ameisen schienen sich zwar langsamer, aber nicht unnormale zu bewegen. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß die Beutebewegung als nicht kontrollierter Faktor die Ergebnisse beeinflußt hat.

C.6. Beutewahl und Farbe/Helligkeit der Beute

Die Untersuchung der Abhängigkeit der Beutewahl vom Alter (S. 19) hatte gezeigt, daß Anolis zwischen Ameisen bzw. zwischen Grillenlarven nach ihrer Farbe unterscheiden. Die folgenden Untersuchungen sollten klären, welchen Einfluß die Farbe bzw. die Helligkeit der Beutetiere auf die beuteartspezifischen Reaktionen der jungen Anolis hat, und ob es einen Zusammenhang zwischen Farbe und der annehmbaren Größe eines Beutetiers gibt. Insbesondere aber sollte geprüft werden, ob die Farbe bei allen Versuchstieren unabhängig vom Ethotyp gleich wirkt.

Die verschiedenen Beutetiere wurden in zwei Versuchsreihen getestet: In der ersten wurden Heimchen und Wachsräupe geprüft, in der zweiten Heimchen und Ameise.

a) Heimchen und Wachsräupe

Methode

Die Beutetiere Wachsräupe und Heimchen wurden künstlich weiß, gelb oder schwarz gefärbt. Weiß und gelb entsprachen den natürlichen Farben von Wachsräupe bzw. Heimchen, schwarz der Wegameise L. niger, die am häufigsten abgelehnt worden war.

Die Anolis wurden im Alter von fünf Tagen in sechs etwa gleich große Gruppen a - f geteilt. Den Tieren jeder Gruppe wurde in einer jeweils verschiedenen, vorher festgelegten Reihenfolge (Tab. 5) an sechs aufeinanderfolgenden Tagen jeweils eines der verschiedenen Beutetiere geboten.

Mit weißem Mehlkleister (oder weißem Kalkpulver) oder mit gelber oder schwarzer Lebensmittelfarbe (Siegle, Stuttgart) bemalte bzw. bepuderte 12, 10 und 8 mm lange Wachsräupen sowie 7 und 5 mm lange Heimchen, die entsprechend künstlich gefärbt waren, wurden geboten. Die Versuchstiere konnten alle Beutetiere bewältigen.

Tab. 5. Versuchsanordnung (Lateinisches Quadrat nach Quine und Cullen, 1964). a - f = Versuchstiergruppen. Die Darbietungsfolge 1) - 6) an einem Tag wurde dann abgebrochen, wenn das Versuchstier innerhalb von 5 min angriff.

Versuchsgruppe	Versuchstage					
	1	2	3	4	5	6
a	Wachsräupe weiß:	Heimchen gelb:	Wachsräupe gelb:	Wachsräupe schwarz:	Heimchen weiß:	Heimchen schwarz:
	1) 12 mm	1) 7 mm	1) 12 mm	1) 12 mm	1) 7 mm	1) 7 mm
	2) 10 mm	2) 5 mm	2) 10 mm	2) 10 mm	2) 5 mm	2) 5 mm
	3) 8 mm	ungefärbt:	3) 8 mm	3) 8 mm	ungefärbt:	ungefärbt:
	ungefärbt:	3) 7 mm	ungefärbt:	ungefärbt:	3) 7 mm	3) 7 mm
	4) 12 mm	4) 5 mm	4) 12 mm	4) 12 mm	4) 5 mm	4) 5 mm
b	Heimchen weiß s.o.	Wachsräupe gelb s.o.	Heimchen gelb s.o.	Heimchen schwarz s.o.	Wachsräupe weiß s.o.	Wachsräupe schwarz s.o.
c	Heimchen gelb s.o.	Heimchen weiß s.o.	Wachsräupe weiß s.o.	Wachsräupe gelb s.o.	Wachsräupe schwarz s.o.	Heimchen schwarz s.o.
d	Wachsräupe schwarz s.o.	Wachsräupe weiß s.o.	Heimchen schwarz s.o.	Heimchen gelb s.o.	Wachsräupe gelb s.o.	Heimchen weiß s.o.
e	Heimchen schwarz s.o.	Wachsräupe schwarz s.o.	Wachsräupe gelb s.o.	Wachsräupe weiß s.o.	Heimchen weiß s.o.	Heimchen gelb s.o.
f	Wachsräupe gelb s.o.	Heimchen schwarz s.o.	Heimchen weiß s.o.	Wachsräupe schwarz s.o.	Heimchen gelb s.o.	Wachsräupe weiß s.o.

Als erstes wurde immer das größte Beutetier einer Art geboten. War es innerhalb 5 min nicht angegriffen, wurde es entfernt und das nächst kleinere 5 min lang geboten. War auch das kleinste Beutetier verschmäht worden, wurden nach dem gleichen Prinzip ungefärbte gleichartige Beutetiere gleicher Größe geboten. Nach dem 5 mm langen ungefärbten Heimchen wurde noch eine ca. 10 mm lange ungefärbte Wachsruppe zur Kontrolle auf Hunger geboten.

Zur Untersuchung der Unterschiede zwischen den Reaktionen von Heimchenablehnern und Heimchenfressern wurden die Versuchstiere wieder entsprechend klassifiziert. Als Heimchenablehner wurden die Versuchstiere definiert, die bei der ersten Heimchendarbietung weder die gefärbten noch die natürlichen Heimchen fraßen.

Die Aufteilung der Versuchstiere in Ethotypen unterschiedet sich durch den Versuchsablauf von den anderen Ethotypbestimmungen. Die Einteilung entspricht aber im Wesentlichen der früheren, da in diesen Versuchen zwar der Angriff auf die gefärbten Heimchen gewertet, im Falle einer Ablehnung aber die Reaktion auf die danach gebotenen natürlichen Heimchen berücksichtigt wurde.

Ergebnisse

Weiß Heimchen, die an erster Stelle in der Darbietungsfolge standen, wurden immer angegriffen. Die betreffenden Versuchstiere (s. Tab. 5, Gruppe b) galten also immer als Heimchenfresser. Da einige von ihnen möglicherweise bei der Standardprüfung das normal gelbe Heimchen abgelehnt hätten, wurden diese Versuchstiere aus der weiteren Auswertung ausgeschlossen.

Die Daten konnten aufgrund ihrer bimodalen Verteilung nicht nach dem Lateinischen Quadrat varianzanalytisch ausgewertet werden. Lienert (1978) schlägt für einen solchen Fall drei Friedman-Tests vor, die einen möglichen Einfluß der Darbietungsreihenfolge, des Beutetieres und des Versuchstieres berechnen lassen. Die Latenzzeiten unterscheiden sich im folgenden immer signifikant aufgrund des Beutetiereinflusses, nicht aber aufgrund der individuellen Unterschiede der Versuchstiere oder der Darbietungsreihenfolge.

Aus diesem Grund, und weil die Versuchsanordnung einen Einfluß der Versuchssituation auf die jeweils folgende mittelt, wurde angenommen, daß sich die Daten der verschiedenen Beutetierdarbietungen nicht von denen der Erstdarbietungen unterscheiden und deshalb wie voneinander unabhängige Stichproben behandelt werden konnten.

Um genaueren Aufschluß über die Reizwirksamkeit der Beutetiere und mögliche Wechselwirkungen zwischen den Reizparametern zu erhalten, wurde eine 3-Weg-Kontingenzanalyse (Sokal und Rohlf 1981) für die Häufigkeiten der Angriffe und der echten Ablehnungen vorgenommen.

Häufigkeiten der Ablehnungen und Angriffe im Vergleich zu den Ergebnissen bei unbehandelten Beutetieren

Auf gelbbemalte Heimchen bzw. weiß gefärbte Wachsräupen reagieren die Versuchstiere nicht signifikant anders als gleichalte und gleich gehaltene Versuchstiere auf unbemalte Heimchen bzw. Wachsräupen ($p=0,2$ bzw. $p=0,4$, $n=260$, χ^2 -Vierfelder-Test). Die Bemalung als solche beeinflußt die Reaktion der Versuchstiere also nicht signifikant.

Häufigkeiten der Ablehnungen und Angriffe abhängig von der Beutetiergröße

Bei 94 % der Darbietungen griffen die Versuchstiere entweder das erstgebotene größte Beutetier an oder lehnten alle bemalten Beutetiere ab. Die wenigen Fälle, in denen ein kleineres Beutetier angegriffen wurde, sind zufällig über Ethotypen und Beutetiere verteilt. Die Anolis treffen ihre Entscheidung für Angriff oder Ablehnung der verschiedenfarbigen Beutetiere offenbar unabhängig von deren Größe in dem oben beschriebenen Bereich.

Häufigkeiten der Ablehnungen und Angriffe abhängig vom Ethotyp.

Die beiden Ethotypen unterschieden sich nicht in ihren Reaktionen auf die Wachsruppe (Abb. 9 ; $G=6,72$; $Fg=3$; n.s.), aber in denen auf die Heimchen ($G=11,75$; $Fg=1$; $p < 0,001$).

Heimchenfresser reagierten gleich auf die verschiedenen Beutetiere und auf die verschiedenen Farben ($G=6,70$; $Fg=7$, n.s.).

Heimchenablehner dagegen greifen immer signifikant seltener Heimchen an als gleichgefärbte Wachsruppen (weiß: $G=5,19$; $Fg=1$; $p=0,02$; gelb: $G=17,90$; $Fg=1$; $p < 0,001$; schwarz: $G=3,96$; $Fg=1$; $p=0,04$). Es treten Wechselwirkungen zwischen den drei Faktoren Farbe, Beutetier und Reaktion auf ($G=6,31$; $Fg=2$; $p=0,04$). Dies kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Differenzen der Säulenhöhen, die den relativen Anteil der Angriffe auf die verschiedenen Beutetiere angeben, bei den verschiedenen Farben nicht einheitlich sind.

Gelbe Wachsruppen werden genau so häufig angegriffen wie weiße, gelbe Heimchen dagegen häufiger als weiße abgelehnt (Abb. 9). Heimchenablehner verarbeiten also den Parameter Farbe abhängig vom „Rest-Beutetier“. Diese Wechselwirkung findet sich zwischen gelben und schwarzen Beutetieren ($G=8,72$; $Fg=1$; $p=0,003$).

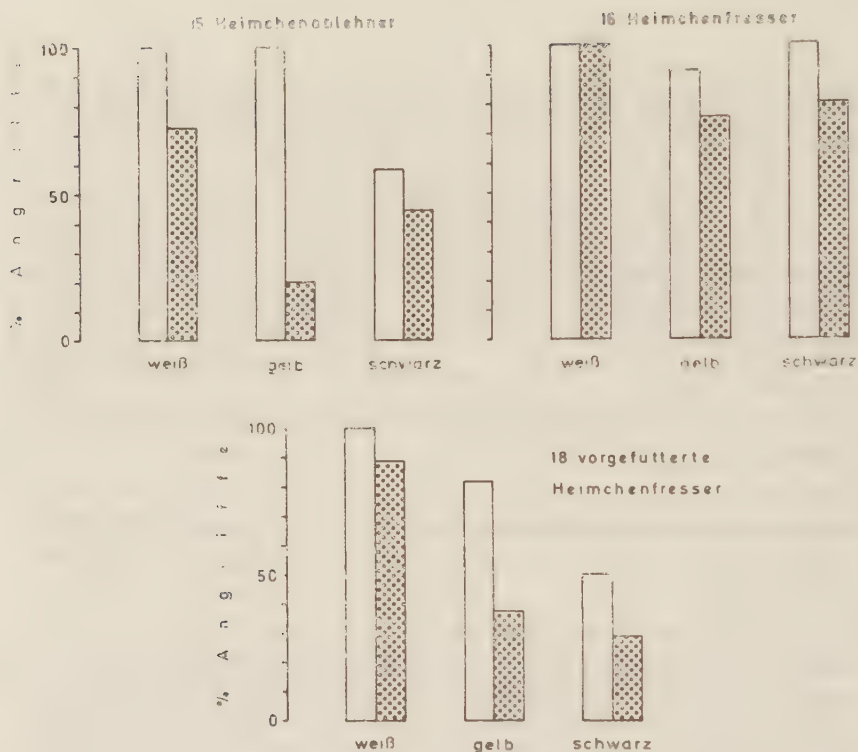


Abb. 9. Relative Häufigkeiten der Angriffe junger Anolis im Alter von 5-12 Tagen auf verschieden gefärbte Heimchen (punktierte) und Wachsraupen (leere Säulen), unterschieden nach Ethotypen; unten: 18 mit drei Drosophila vorgefütterte Heimchenfresser.

Folgerungen

Während Heimchenfresser alle Beutetiere, gleich welcher Farbe, unterschiedslos angreifen, unterscheiden Heimchenablehner nicht nur zwischen den verschiedenen Beutetieren, sondern wichten auch die Farbe abhängig von den übrigen Eigenschaften des Beutetieres.

Reaktionen vorgefütterter Heimchenfresser

Es ist denkbar, daß Heimchenablehner die angriffsauslösenden Schlüsselreize der Beutetiere ähnlich wie Heimchenfresser verarbeiten, aber bei gleicher Reizsituation länger zögern oder eher ablehnen als Heimchenfresser. In diesem Fall sollte eine Veränderung eines Beutetieres - wie z.B. in der Farbe - zu einer qualitativ übereinstimmenden Änderung in der Antwort beider Ethotypen führen. Die dargestellten Ergebnisse konnten dies nicht entscheiden, denn Heimchenfresser zeigten so hohe Angriffshäufigkeiten, daß schon die schwarzen Beutetiere zu etwa 100 % angegriffen werden. Sie können eine etwaige Vorliebe für gelbe und weiße Beutetiere also nicht ausdrücken.

Deshalb wurden die Versuche mit 18 weiteren Anolis, die an ihrem fünften Lebenstag ein Heimchen angegriffen hatten, wiederholt. In diesem Wiederholungsversuch bekamen die Versuchstiere ca. 90 min vor der Versuchsdarbietung drei Drosophila. Diese Beutemenge machte sie weniger hungrig, reichte aber nicht aus, sie zu sättigen. Die Versuchsreihe begann wegen der ersten Prüfung auf Heimchen erst mit dem sechsten Lebenstag.

Im Gegensatz zu den normal hungrigen Heimchenfressern reagierten die vorgefütterten sowohl verschieden auf die Beutetiere Heimchen und Wachsraupe ($G=6,71$; $Fg=1$; $p=0,009$) als auch auf die verschiedenen Farben ($G=21,91$; $Fg=2$; $p < 0,001$) und zeigten somit keinen Unterschied zu den Reaktionen der Heimchenablehner ($G=0,39$; $Fg=1$; n.s.). Ähnlich wie diese griffen sie häufiger gelbgefärbte Wachsraupen an als gleichfarbige Heimchen ($G=5,49$; $Fg=1$; $p=0,02$), doch zeigten sich keine Wechselwirkungen zwischen Reaktion, Beutetier und Farbe ($G=0,69$; $Fg=2$; n.s.).

Ergebnisse

Die Ergebnisse legen nahe, daß Heimchenfresser und Heimchenablehner die Reize der verschieden gefärbten Beutetiere ähnlich verarbeiten, Heimchenablehner aber länger zögern oder eher ablehnen als Heimchenfresser. Der Vergleich zwischen den Reaktionen auf verschieden gefärbte Heimchen und Wachsräupen zeigt aber einen Unterschied zwischen den Ethotypen: Heimchenablehner gewichten die Farben gelb und schwarz bei Heimchen und Wachsräupe verschieden, während auch vorgefütterte Heimchenfresser die Farben unabhängig vom Beutetier-„Rest“ verarbeiten.

b) Ameisen und Heimchen

Methode

In der zweiten Versuchsreihe wurden statt der Wachsräupen schwarze Wegameisen und gelbe oder weißgefärbte Wiesenameisen geboten (Körpergröße, Gestalt und Bewegungsweise beider Ameisen ähneln einander, s. S. 8). Erfolgte kein Angriff, wurde ebenfalls mit einer Wachsräupe auf Hunger kontrolliert.

Ergebnisse

Sowohl Heimchenablehner als auch Heimchenfresser griffen Ameisen signifikant seltener an als Heimchen (Abb. 10, Heimchenablehner: $G=16,11$; $Fg=1$; $p < 0,001$; Heimchenfresser: $G=35,85$; $Fg=1$; $p < 0,001$). Die Reaktionen auf Ameisen wurden weiter vom Ethotyp noch von der Farbe beeinflusst ($G=4,28$; $Fg=7$; n.s.), die auf Heimchen dagegen veränderten sich bei beiden Ethotypen mit der Farbe (Heimchenablehner: $G=8,63$; $Fg=2$; $p=0,02$; Heimchenfresser: $G=7,23$; $Fg=2$; $p=0,03$).

Damit verhielten sich die Heimchenfresser in diesem Versuch ähnlich wie die vorgefütterten Heimchenfresser in dem vorhergehenden (S. 47), in dem Wachsräupe und Heimchen geboten wurden ($G=1,98$; $Fg=1$; n.s.)

Weiße Heimchen wurden auch hier häufiger angegriffen als gelbe und schwarze ($G=11,97$; $Fg=1$; $p < 0,001$). Dagegen wurden weiße Ameisen nicht wie die anderen beiden weißen Beutetiere Heimchen und Wachsräupe fast immer angegriffen (Abb. 10).

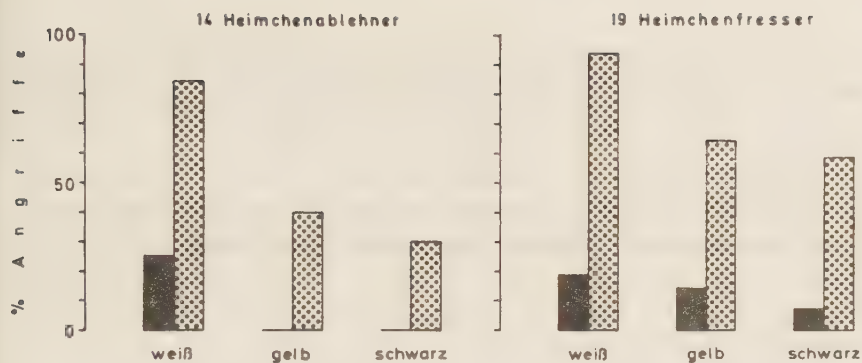


Abb. 10. Relative Häufigkeiten der Angriffe junger Anolis im Alter von 5-12 Tagen auf verschieden gefärbte Heimchen (punktierte) und Ameisen (schwarze Säulen), unterschieden nach Ethotypen.

Folgerungen und weitere Ergebnisse

Heimchenfresser können also nicht nur durch die Veränderung ihres Hungerzustandes dazu gebracht werden, zu zeigen, daß sie zwischen weißen, gelben und schwarzen Heimchen ebenso unterscheiden können wie Heimchenablehner, sondern auch durch die Änderung des anderen in der Versuchsreihe angebotenen Beutetieres. Hier gibt es verschiedene Deutungsmöglichkeiten: Die Wachsraupe kann den Angriff auf gelbe und schwarze Heimchen fördern, und/oder die Ameise kann ihn hemmen. Ein Vergleich der Reaktionen auf gelbe und schwarze Heimchen vor der Darbietung des anderen Beutetieres mit denen nach der ersten, zweiten bzw. dritten Darbietung von gefärbten Ameisen bzw. Wachsraupen zeigt einen hemmenden Einfluß der ersten gebotenen Ameise (Abb. 11, $p \leq 0,05$; exakter Fisher-Test).

Ameisen haben keinen generell hemmenden Einfluß, denn die Angriffe auf ein weißes Heimchen nehmen nach Ameisendarbietungen nicht ab (vorher 96,3 % Angriffe, $n=27$; nachher 94,1 % Angriffe, $n=17$).

Ein Einfluß der Wachsraupendarbietung auf die Reaktion auf gelbe und schwarze Heimchen ist nicht nachweisbar (Abb. 11).

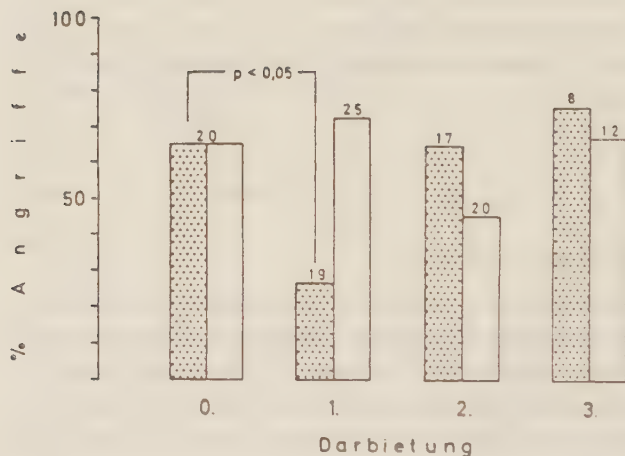


Abb. 11. Relative Häufigkeiten der Angriffe junger Anolis auf gelbe und schwarze Heimchen vor („0.“) bzw. nach der 1., 2. und 3. Darbietung von Ameisen (punktierte) bzw. Wachsraupen (leere Säulen). Stichprobengrößen über den Säulen.

C.6.1. Beutewahl und Farbe/Helligkeit der Beute - Abhängigkeit der Reaktion vom Alter

Um zu untersuchen, in welchem Alter sich die Reaktionen von Heimchenablehnern und Heimchenfressern auf die verschieden gefärbten Beutetiere nicht mehr unterscheiden, wurden Versuchstiere im Alter von zwei bis drei Wochen getestet. Die Ethotypen der Versuchstiere waren nach oben beschriebener Methode (S. 10) festgestellt worden. Zum Zeitpunkt der Versuche hatten sie schon mehrmals Heimchen und Wachsräupe erhalten.

Zusätzlich wurden 15 weitere Heimchenablehner im Alter von fünf bis acht Wochen mit Heimchen und Wachsräupe geprüft.

a) Wachsräupen und Heimchen

Versuchstiere im Alter von 2 - 3 Wochen

Auch in diesem Alter griffen Heimchenfresser Heimchen häufiger an als Heimchenablehner (Abb. 12, $G=11,01$; $Fg=1$; $p < 0,001$). Die Reaktionen der älteren Versuchstiere beider Ethotypen unterschieden sich nicht von denen der jüngeren.

Versuchstiere im Alter von 5 - 8 Wochen

Die Versuchstiere reagierten auf Heimchen und Wachsräupe nicht verschieden (Abb. 12; $G=2,19$; $Fg=1$; n.s.). Sie griffen aber weiße und/oder gelbe Beutetiere häufiger an als schwarze ($G=5,69$; $Fg=1$; $p=0,02$).

Die Heimchenablehner aller drei Altersstufen (s. Abb. 9, 12) reagieren nicht verschieden, und zwar auf Heimchen wie auf Wachsräupen (Heimchen: $G=19,71$; $Fg=12$; n.s.; Wachsräupe: $G=2,52$; $Fg=2$; n.s.).

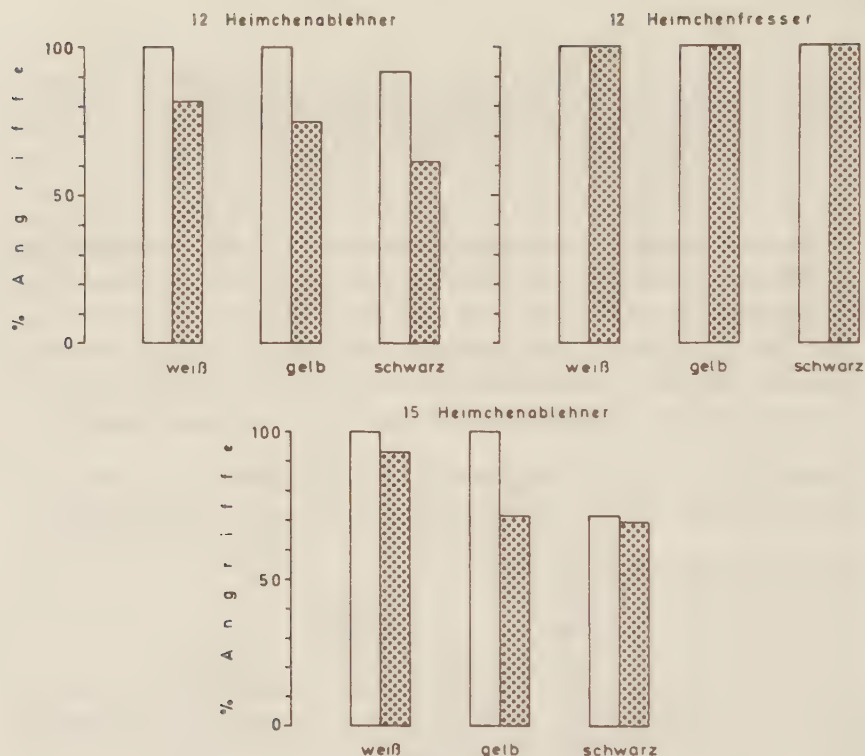


Abb. 12. Relative Häufigkeiten der Angriffe von Anolis im Alter von 2-3 Wochen (oben) bzw. 5-8 Wochen (unten) auf verschieden gefärbte Heimchen (punktierte) und Wachsaupen (leere Säulen), unterschieden nach Ethotypen.

Folgerungen

Heimchenablehner greifen mit zunehmendem Alter nur allmählich häufiger auch gelbe und schwarze Heimchen an. Die ursprünglich ebenso oft abgelehnte schwarze Wachsaupen greifen sie dagegen bereits mit zwei bis drei Wochen häufiger an.

b) Reaktionen auf Ameisen und Heimchen

Die zwei bis drei Wochen alten Heimchenablehner und Heimchenfresser griffen wie die jungen Versuchstiere (Abb. 10) häufiger Heimchen als Ameisen an (Abb. 13, Heimchenablehner: $G=15,25$; $Fg=1$; $p < 0,001$; Heimchenfresser: $G=25,42$; $Fg=1$; $p < 0,001$).

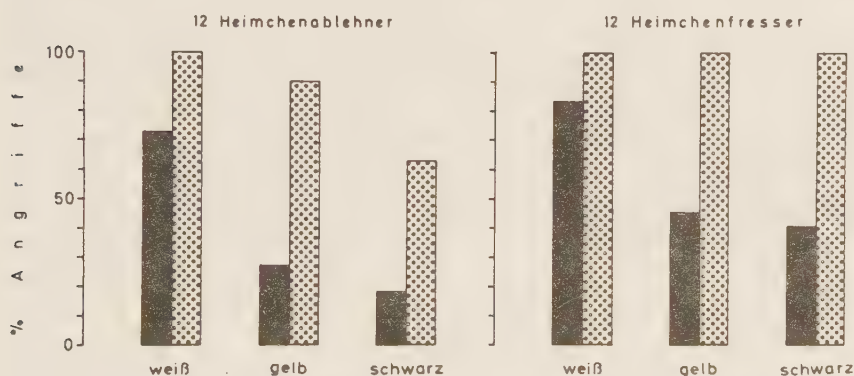


Abb. 13. Relative Häufigkeiten der Angriffe von Anolis im Alter von 2-3 Wochen auf verschieden gefärbte Heimchen (punktierte) und Ameisen (schwarze Säulen), unterschieden nach Ethotypen; links: 12 Heimchenablehner, rechts: 12 Heimchenfresser.

Ebenso wie die jüngeren Versuchstiere unterschieden sich die älteren Ethotypen nicht in ihren Reaktionen auf Ameisen ($G=2,15$; $Fg=1$; n.s.), wohl aber in denen auf Heimchen ($G=7,80$; $Fg=1$; $p \leq 0,005$): Während Heimchenfresser sämtliche Heimchen aller Farben angriffen, lehnten Heimchenablehner Heimchen farb-spezifisch ab ($G=5,52$; $Fg=1$; $p=0,02$).

Folgerungen

Die Ergebnisse legen nahe, daß die häufigere bzw. länger andauernde Ablehnung schwarzer Ameisen - und Grillenlarven (S. 22) - auf einer Wertung der Farbe schwarz als „ungeeßbar“ oder „gefährlich“ beruhen könnte, daß also „schwarz“ einen angriffshemmenden Reiz darstellt. Die Ethotypen reagieren immer einheitlich auf Ameisen (S. 23, 48, 53) und unterscheiden sich nur in ihren Reaktionen auf Heimchen.

C.7. Beutewahl und Geschwindigkeit der Beute

Lauf (1980) hat bei sechs bis zwölf Wochen alten Anolis einen Einfluß der Fortbewegungsgeschwindigkeit von Heimchen und Wachsräupe auf die Reaktionen der Versuchstiere abhängig von ihrem ehemaligen Ethotyp gefunden. Allerdings bot er nur zwei Geschwindigkeiten, nämlich die maximalen von Heimchen und Wachsräupe.

Im folgenden Versuch wurden frischgeschlüpften Versuchstieren Beutetiere mit den oben genannten und weiteren Geschwindigkeiten geboten, um herauszufinden, 1. ob Lauf's Ergebnisse auch bei frischgeschlüpften Anolis zutreffen, 2. ob es für verschiedene Beutetiere verschiedene Geschwindigkeiten gibt, bei denen sie am häufigsten angegriffen werden, und ob diese mit ihren natürlichen Geschwindigkeiten übereinstimmen, und 3. ob ein Beutetier, das normalerweise häufig abgelehnt wird, bei veränderter Geschwindigkeit in ein „annehmbares“ gewandelt werden kann und umgekehrt.

Methode

Diese Versuchsreihe unterschied sich im Aufbau und vor allem in der Versuchsdurchführung von den üblichen Bedingungen (S. 7).

Versuchsaufbau

Die üblichen Dosen wurden - ohne Schaumgummiboden - in die Versuchsanordnung eingehängt (Abb. 14). Diese bestand aus einem beheizten, vorn offenen Styroporbehälter (vergl. Lauf 1980). Die Dose hing so erschütterungsfrei über einem vorn und hinten offenen Kasten, in dessen Oberseite aus dunkelgrauem PVC zwei ca 3 mm breite Schlitz einge fräst waren.

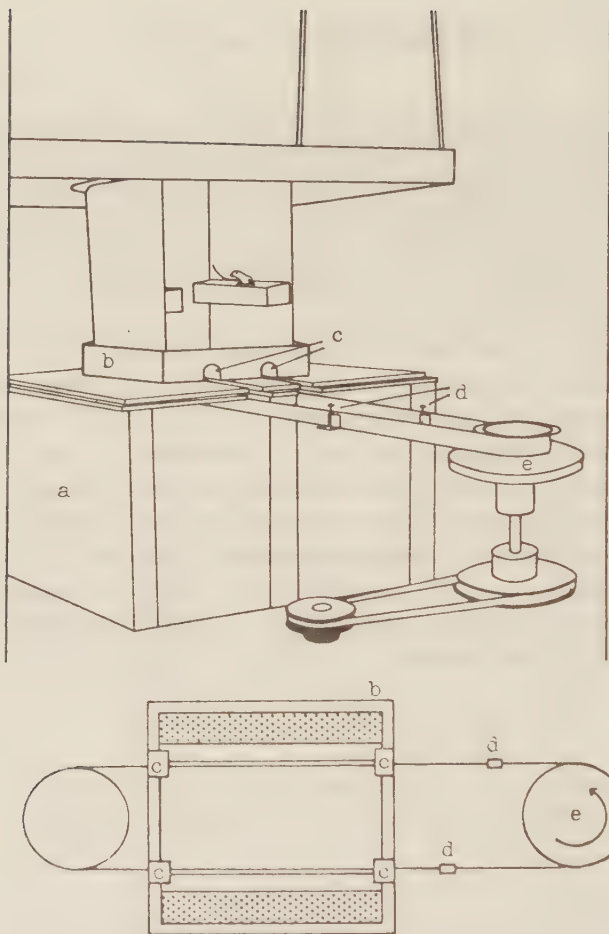


Abb. 14. Versuchsaufbau zur Prüfung des Einflusses der Beutegeschwindigkeit auf die Beutewahl. Oben: Ansicht der freihängenden Versuchsdose über einem Kasten (a) und einem Rahmen (b) mit Öffnungen (c), durch die die Beutetiere (d) auf einem Keilriemen mit Hilfe einer bewegten Rolle (e) in die Versuchsdose gelangen. Unten: Schematische Aufsicht, Stege punktiert.

Ein 2 cm hoher PVC-Rahmen, der die Dose nicht berührte, überbrückte den Abstand zwischen Kastenoberseite und Versuchsdose. Über den Schlitten hatte der Rahmen vier an seiner Innenseite überdachte Öffnungen, durch die die Beutetiere in die Dose und aus ihr herausbewegt wurden.

Die Beutetiere klebten mit beidseitig klebender Folie auf Reitern, die auf einer Filmschleife als Keilriemen steckten. Die Schleife wurde unterhalb der Schlitten in der Kastenoberseite über eine bewegliche Rolle an der Kastenrückseite und eine von einem Motor bewegte Rolle vor dem Styroporbehälter geführt.

Die Drehgeschwindigkeit des auf einem anderen Tisch stehenden Motors wurde über einen Transformator geregelt.

Eine Blende verschloß nach Einsetzen der Versuchstierdose die Frontseite des Styroporbehälters so, daß das Hantieren des Beobachters das Versuchstier nicht störte. Beobachtet wurde durch kleine Löcher in der Blende.

Die Eingewöhnungszeit der Versuchstiere betrug, je nach Beunruhigung des Tieres, 10 bis 20 min. Der Versuch begann erst, wenn es ruhig ohne Angstfärbung so saß, daß es die Beutetiere sehen konnte, wenn sie in der Dose erschienen.

Die Reiter waren auf dem Film so angeordnet, daß sich immer nur ein Beutetier in der Dose befand und, wenn es verschwand, ein neues an anderer Stelle auftauchte. Die Beutetiere konnten sich auf den Reitern bewegen, da sie nur mit dem Mittelteil ihres Körpers festgeklebt waren; Wachsraupe und Getreidekäferlarve bewegten Vorder- und/oder Hinterende, Heimchen und Ameisen Fühler, Beine und Kopf.

a) Reaktion aller Versuchstiere auf Darbietungen von Beutetieren je einer Art

Fünf Tage alte Versuchstiere wurden in sechs Gruppen unterteilt. Diese sechs Versuchsgruppen bekamen in verschiedener Reihenfolge (Lateinisches Quadrat) an sechs aufeinanderfolgenden Tagen Beutetiere nur einer Art, die an jedem Tag verschieden schnell bewegt wurden, 5 min lang geboten. Wenn das Versuchstier nicht angriff, bekam es das Beutetier 5 min lang im Stillstand geboten, d.h. das Beutetier wurde nicht fortbewegt, konnte sich aber auf der Stelle bewegen. Die Reihenfolge der Darbietungen war für jede Versuchsgruppe anders, und es wiederholte sich keine Aufeinanderfolge zweier Geschwindigkeiten.

Die Geschwindigkeiten entsprachen den natürlichen Fortbewegungsgeschwindigkeiten verschiedener Beutetiere. Für ihre Messung wurden je zehn der Beutetiere einzeln wie bei den Versuchen in eine Versuchsdose - aber ohne Anolis - geworfen und die Zeit, in der sie eine bestimmte Strecke von einigen cm zurücklegten, gestoppt. Es ergaben sich folgende Werte:

	$\bar{v}$	$v \max$
Wachsräupe (nach Lauf 1980)	0,3	0,9 cm/s
Heimchen (nach Lauf 1980)	1,6	4,8 "
gelbe Wiesenameise	1,8	3,0 "
schwarze Wegameise	3,2	6,0 "
schwarze Waldameise	2,2	6,2 "

In den Versuchen wurden folgende Geschwindigkeiten verwandt:

0,5 cm/s	$\approx \bar{v}$ der Wachsräupe
1,0 cm/s	$\approx v \max$ der Wachsräupe
1,5 cm/s	$\approx \bar{v}$ des Heimchens
2,5 cm/s	$\approx \bar{v}$ der Waldameise
3,5 cm/s	$\approx v \max$ der Wegameise
4,5 cm/s	$\approx v \max$ des Heimchens

Dreißig Versuchstiere wurden mit verschiedenen schnellen 5 mm langen Heimchen geprüft, weiterhin ebenso 49 mit 10 mm langen Wachsräupen, 13 mit 10 mm langen Getreideschimmelkäferlarven und sechs mit 5 mm langen gelben Wiesenameisen.

Ergebnisse

Die Anolis reagierten im allgemeinen auf die in der Apparatur gebotenen Beutetiere seltener als auf sich frei bewegende Beutetiere. Viele Versuchstiere griffen in den sechs Versuchstagen nie das bewegte und selten oder nie das stillstehende an. Die Versuchstiere griffen Heimchen häufiger an als Wachsräupen, der Unterschied bleibt knapp unter der Signifikanzgrenze ($p=0,058$, χ^2 -Vierfelder-Test, Abb. 15).

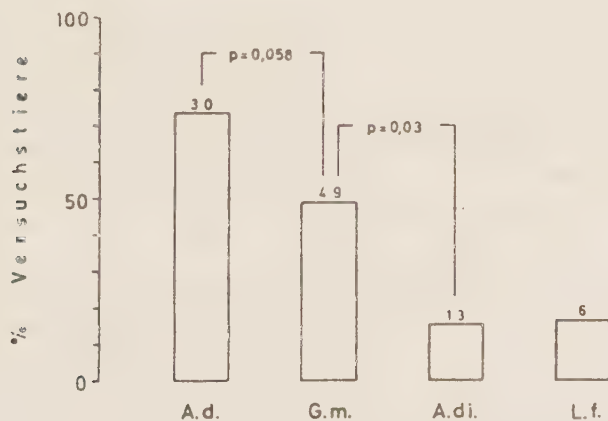


Abb. 15. Relative Anteile der Versuchstiere, die innerhalb der sechs Versuchstage mindestens einmal ein bewegtes Beutetier angriffen. Größe der Stichproben über den Säulen. A.d.=Heimchen, G.m.=Wachsräupe, A.di.=Getreidekäferlarve, L.f.=gelbe Wegameise.

Nur die Versuche mit Heimchen und Wachsräupen wurden ausgewertet, da lediglich hier ein genügend großer Teil der Versuchstiere mindestens einmal ein bewegtes Beutetier angriff und so weiterhin berücksichtigt werden konnte.

Faßt man in den Gruppen der beiden Beutetier-Darbietungen die Reaktionen auf alle Geschwindigkeiten zusammen, so zeigen sich auch dann häufigere Angriffe auf Heimchen als auf Wachsräupen ($p=0,0007$, χ^2 -Vierfelder-Test). Diese Ergebnisse stehen im klaren Gegensatz zu den Beobachtungen mit sich frei bewegendem Beutetieren, bei denen sich die Wachsräupe immer als beliebteste Beute erwies. Bei der künstlichen Fortbewegung scheinen die angriffsauslösenden Reize der Wachsräupe beeinträchtigt zu werden.

Jede Versuchstiergruppe (a - f, vergl. Beispiele S. 30, 42) des Lateinischen Quadrates bestand aus vier Versuchstieren. Da die einzelnen Latenzzeiten nicht normalverteilt und nicht in eine Normalverteilung zu transformieren waren, wurde die Auswertung mit den Mittelwerten durchgeführt (Test auf Normalverteilung der Mittelwerte für Wachsräupen: $p=0,1$, für Heimchen: $p=0,05 < p < 0,1$; Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest).

Die Reaktion wird sowohl von der Darbietungsreihenfolge und der Versuchstiergruppe als auch von der Geschwindigkeit beeinflusst. Die Versuchstiere greifen an späteren Versuchstagen eher an als an den ersten. Sie bevorzugen langsame (1,0 cm/s) Beutetiere - sowohl Heimchen wie Wachsräupe - vor schnellen (4,5 cm/s) Beutetieren ($p < 0,05$, Student-Newman-Keuls-Test bzw. Duncan-Test, Abb. 16).

Die mittleren Latenzzeiten der Reaktionen auf die bewegten Heimchen sind bei jeder der sechs Geschwindigkeiten kürzer als die auf die Wachsräupen. Auch hier zeigt sich der Gegensatz zu den Reaktionen auf frei bewegte Beutetiere (Abb. 16).

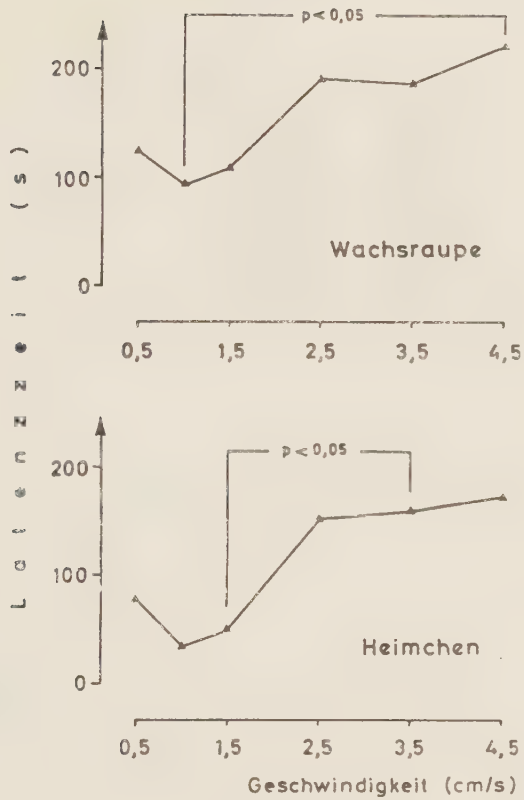


Abb. 16. Latenzzeit der Angriffe von je 24 Anolis auf bewegte Wachsräupen (oben) und Heimchen (unten) abhängig von der Bewegungsgeschwindigkeit.

b) Reaktion der Ethotypen auf Darbietungen von Wachsraupen und Heimchen

Da es unwahrscheinlich war, daß die Anolis die Beutetiere mit freien Wachsraupen und Heimchen gleichsetzten, war aufgrund ihrer Reaktion gegenüber den in der Apparatur gebotenen Heimchen die herkömmliche Einteilung in Heimchenablehner und Heimchenfresser nicht möglich. Daher wurden in einer weiteren Versuchsreihe 48 an ihrem fünften Lebenstag mit einem freilaufenden Heimchen geprüfte und so als Heimchenablehner und Heimchenfresser klassifizierte Versuchstiere mit je drei verschieden schnell bewegten Wachsraupen und Heimchen getestet. Die Geschwindigkeiten waren 1,0 cm/s, 2,5 cm/s und 4,5 cm/s, die Darbietung folgte wieder dem Lateinischen Quadrat.

Da nur 18 dieser Versuchstiere überhaupt die künstlich bewegten Beutetiere angriffen, wurden um fünf Tage ältere Anolis, 18 Heimchenablehner und 17 Heimchenfresser, nach der üblichen Standard-Ethotypenbestimmung ebenso geprüft. Von diesen mußten nur sieben Heimchenablehner und zwei Heimchenfresser wegen Nichtreaktion von der Auswertung ausgeschlossen werden. Die übrigen reagierten auf die Beutetiere ähnlich wie die jüngeren Versuchstiere (Mann-Whitney-U-Test). Daher konnten die Versuchsdaten von 17 Heimchenablehnern und 27 Heimchenfressern für die weiteren Auswertungen zusammengefaßt werden.

Greifen Heimchenfresser und Heimchenablehner die bewegten Beutetiere gleich häufig an? Während die Ethotypen etwa gleich häufig die bewegten Heimchen fraßen, wurden die bewegten Wachsraupen häufiger von Heimchenfressern als von Heimchenablehnern angegriffen (Abb. 17, $p < 0,001$, χ^2 -Vierfelder Test).

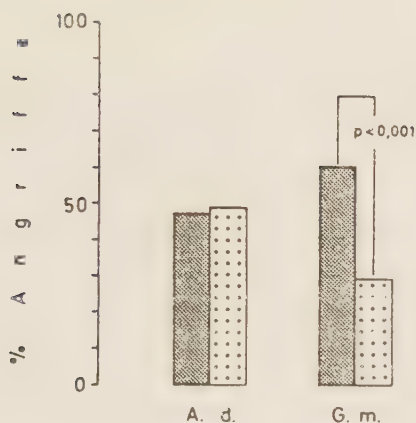


Abb. 17. Relative Anteile der Angriffe auf die künstlich bewegten Heimchen (A.d.) und Wachsaupen (G.m.) durch Heimchenfresser (dunkel) und Heimchenablehner (hell punktiert)

Reagieren die Ethotypen verschieden auf die verschiedenen Geschwindigkeiten der Beutetiere? Da die Latenzzeiten stark streuten, wurden die Reaktionen auf bewegte Heimchen bzw. Wachsaupen für jedes Versuchstier in Ränge umgewandelt. Die so entstandenen Präferenzdiagramme wurden mit Hilfe des Lehmacher-Wallschen Stützstellen-Lokationstests (Lienert Bd.II, 1978) darauf geprüft, ob die Ethotypen auf die Geschwindigkeiten der Beutetiere verschieden reagieren. Die Beliebtheitsränge der verschiedenen schnell bewegten Wachsaupen unterscheiden sich bei Heimchenablehnern und Heimchenfressern nicht, wohl aber die der Heimchen. Heimchenablehner zogen das 4,5 cm/s schnelle Heimchen beiden langsameren vor, Heimchenfresser dagegen bevorzugten die langsameren Heimchen (Abb. 18, $p < 0,017 = \text{kritisches } \alpha$).

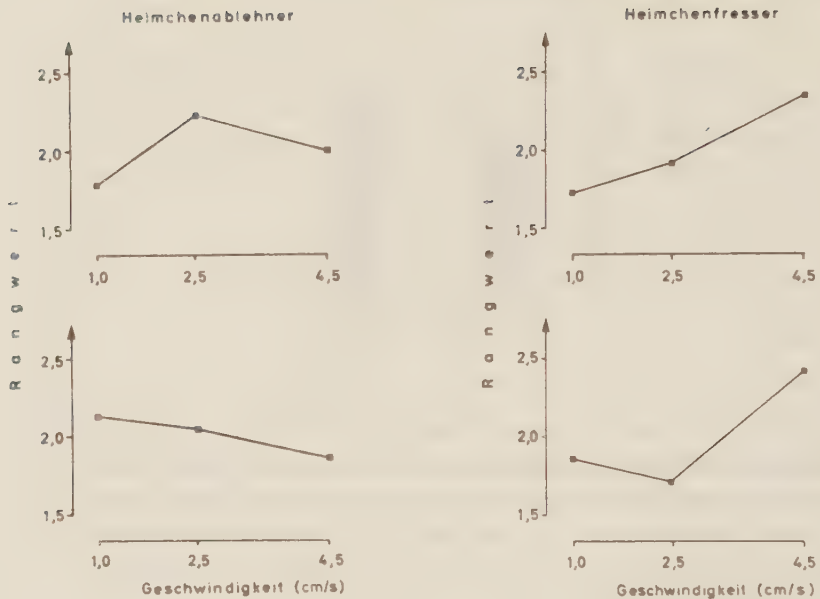


Abb. 18. Latenzzeit der Angriffe von 27 Heimchenfressern und 17 Heimchenablehnern auf künstlich bewegte Wachsaupen (oben) und Heimchen (unten) abhängig von ihrer Geschwindigkeit. Latenzzeit angegeben in Rängen, niedriger Rang entspricht kurzer Latenzzeit.

Folgerungen

Im allgemeinen ziehen junge Anolis langsamere Beutetiere schnelleren vor. Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß die in der Apparatur bewegten Heimchen und Wachsaupen sich gleich verhalten wie freilaufende, unterscheiden sich Heimchenablehner und Heimchenfresser in ihrer Bevorzugung der bewegten Heimchen. Die bewegten Heimchen müssen also immer noch Reize haben, auf die die Ethotypen unterschiedlich reagieren. Ent-

sprechend den Ergebnissen von Lauf (1980) bei sechs bis zwölf Wochen alten Anolis bevorzugen Heimchenablehner schnellere, Heimchenfresser langsamere Heimchen (Abb. 18).

Die Unterscheidung verschieden schneller Beutetiere könnte mit der Wertung von schnellen Beutetieren als „ameisenähnlich“ und damit „gefährlich“ bzw. der von langsamen als „ungefährlich“ zusammenhängen. Dafür spricht, daß, gemittelt über beide Ethotypen, sowohl für Wachsräupe als auch für Heimchen die langsamen der getesteten Geschwindigkeiten die häufigsten Angriffe auslösen.

Bei getrennter Betrachtung der Ethotypen bevorzugten aber gerade die Heimchenablehner, bei denen alle ameisenähnlichen Reize stärker hemmend wirken sollten (S. 27) die schnellen Heimchen vor den langsamen. Noch deutlicher ist der Widerspruch zum Verhalten von Anolis gegenüber frei beweglichen Beutetieren bei der Wachsräupe. Die paradoxe Situation, daß Wachsräupen seltener angegriffen werden als Heimchen, entsteht vor allem durch die wesentlich häufigere Ablehnung der fixierten Wachsräupe im Vergleich zur frei beweglichen.

Die Versuchstiere griffen die bewegten Beutetiere umso eher an, je später diese in der Darbietungsfolge erschienen. Die häufigeren Angriffe könnten auf der zunehmenden Vertrautheit mit der Versuchssituation und/oder dem höheren Alter der Versuchstiere beruhen. Ein größerer Anteil der Versuchstiere, denen nur eine Beuteart geboten wurde, griff in den sechs Versuchstagen mindestens ein bewegtes Beutetier an als der Anteil gleich alter Anolis, die innerhalb der Versuchsreihe zwei Beutetiere bekamen. Dies spricht dafür, daß eine zunehmende Vertrautheit mit der Art der Beutedarbietung einen Angriff erleichtert. Die fünf Tage älteren Versuchstiere, die ebenfalls häufiger angegriffen, zeigen, daß auch zunehmendes Alter eine Rolle spielen kann.

Offenbar ist durch die Versuchsdurchführung neben der Geschwindigkeit ein zweiter, unbekannter Reizparameter verändert worden. Eine von diesem Parameter abhängige und so verschiedene Verarbeitung der Geschwindigkeit könnte die Ursache der Widersprüche zur „normalen“ Beutewahl von Anolis sein.

D. Diskussion

D.1. Faktoren, die die Beutewahl beeinflussen

Die Untersuchungen zeigten, daß sowohl Merkmale der Beutetiere als auch Eigenschaften der Versuchstiere die individuelle Beutewahl junger Anolis beeinflussen. Diese Einflüsse sollen im folgenden betrachtet werden.

D.1.1. Einflüsse der Beutemerkmale

a) Körperform

Die Beutetiere ließen sich aufgrund ihrer Körperform einteilen in wurmförmige, „ungegliederte“ (Wachsräupe, Mehlwurm, Getreidekäferlarve) und gegliederte (Heimchen, schwarze Grille, Ameise) Beutetiere. Die verschiedenen Annäherungshäufigkeiten vor Ablehnungen (Kap. C.2) legen dieselbe Einteilung nahe; danach beeinflußt die Körperform eines Beutetiers das Verhalten des jungen Anolis.

Die Assel ist aufgrund dieser Ergebnisse den gegliederten Beutetieren zuzuordnen. Die Ergebnisse der Kontingenztafel (Kap. C.1) zeigen aber auch Gemeinsamkeiten der Assel mit der Getreidekäferlarve. Wahrscheinlich beeinflussen andere Reizparameter wie Farbe, Bewegung usw. gleichzeitig das Beuteverhalten. Daher könnten von einem Teil der Anolis die Merkmale, die die Assel mit der Getreidekäferlarve gemeinsam hat, berücksichtigt werden, andere Anolis würden die Assel an heimchenähnlichen Reizen erkennen.

Die Anolis greifen wurmförmige Beutetiere besonders häufig an (Kap. C.2, v.Brockhusen und Curio 1975, v.Brockhusen 1977), ähnlich wie viele Amphibien wurmförmige Attrappen (Ewert 1968, Übersicht in Burghagen 1979) sowie wurmförmige Beutetiere (Freed 1982) bevorzugt angreifen.

Zwischen den gegliederten Beutetieren Heimchen und Ameise unterschieden die Versuchstiere ebenfalls aufgrund von Merkmalen der Körperform (Kap. C.5). Keins der untersuchten Körperformmerkmale war allein verantwortlich für diese Unterscheidung. Wahrscheinlich interagieren viele Körperformmerkmale mit anderen, in diesem Versuch nicht kontrollierten

Reizparametern, wie z.B. Bewegung, denn die Versuchstiere reagierten auf eine Beute, die zwei veränderte Merkmale hatte, qualitativ anders als auf die Beutetiere, die nur in einem dieser Merkmale verändert waren. Bei verschiedenen Lacerta-Arten interagieren wahrscheinlich Kontur und Bewegung der Beute (Czaker 1972), bei S. salamandra Gestalt, Orientierung und Geschwindigkeit (Hinstedt und Roth 1980) sowie Bewegungsart (Luthardt und Roth 1979). Erdkröten bevorzugen in Wahlversuchen unbewegte senkrechte und horizontal orientierte Rechtecke abhängig von der Darbietungsebene (Roth und Wiggers 1983).

b) Farbe

Freilanduntersuchungen zeigten, daß adulte Anolis lineatopus zwischen blauen bzw. grünen und braunen Morphen der Schwärmer-raupe von Erinnyis ello gut unterscheiden können (Curio 1970). Dabei blieb unbekannt, ob sie die Farbqualitäten oder nur Graustufen erkennen.

Anolis carolinensis unterscheiden in hellen Licht gut verschiedene Graustufen voneinander (Mussolff 1955). Sie können aber nicht gelb von weiß oder blau von schwarz unterscheiden (Mussolff 1955), wohl aber rot von verschiedenen Graustufen (Mussolff 1955, Tiemann 1972). Die in der vorliegenden Untersuchung geprüften Anolis lineatopus unterschieden gut zwischen gelben und weißen Heimchen. Da nicht anzunehmen ist, daß A. lineatopus und A. carolinensis in ihrer Farbtüchtigkeit grundsätzlich voneinander abweichen, unterschieden die Versuchstiere die gebotenen Beutetiere möglicherweise nur aufgrund ihrer Helligkeit.

Während Frösche (Rana esculenta) Beuteattrappen, die sich dunkel vor dem Hintergrund abhoben, häufiger angreifen als solche, die heller sind als dieser (Grüßer und Grüßer-Cornehls 1968), und Erdkröten unabhängig vom Hintergrund schwarze Kugeln und Punkte starker beantworten als weiße (Burghagen 1979), bevorzugten die jungen Anolis weiße Beute. Dunkle Beutetiere haben

meist eine harte Chitinschale, während helle eher weich sind. Dunkle Beute könnte daher für junge Anolis schlechter zu schlucken und/oder schwerer verdaulich sein als helle. So teilen Floyd und Jenssen (im Druck) die Beutetiere von A. opalinus nach ihren Resten im Darm in hart und weich ein und stellen fest, daß weiche Beute überwiegt.

Allerdings finden weder Hettrich (1981) verschiedene Verdauungszeiten für Heimchen, Getreidekäferlarven und Wachsraupen, noch Windell und Sarokon (1976) für Heimchen und Mehlwürmer, aber Knowlton (1936, zit. in Windell und Sarokon 1976) zeigte, daß Sceloporus g. graciosus harte Insekten länger verdaut als weiche.

Die Versuchstiere griffen weiße Heimchen und weiße Wachsraupen fast immer an, die weißen Ameisen jedoch nur selten. Weiß macht also bestimmte Beutetiere angriffsauslösender und läßt andere unverändert reizwirksam. Es wirkt danach abhängig vom „Rest des Beutetiers“. Entsprechendes gilt für die schwarzen Beutetiere, die, je nach „Rest des Beutetiers“, verschieden häufig angegriffen wurden (S. 45ff.). Auch die Farbe/Helligkeit wird also abhängig von anderen Reizparametern verarbeitet. Die Erdkröte reagiert auf stationäre schwarze Kugeln bzw. Punkte stärker mit Beutefangverhalten als auf weiße (Burghagen 1979). Dagegen lösen bewegte weiße Kreisflächen bzw. Rechtecke verschiedener Größen mehr Zuwendebewegungen aus als schwarze (Ewert 1968).

Sexton (1964) vermutete, daß Anolis carolinensis seine Beute sowohl an der Farbe als auch an der Körperform unterscheidet. Auch Lacerta agilis beachtet bei Dressuren sowohl die Farbe als auch die Form (Svoboda 1969).

c) Geschwindigkeit der Beute

Die Bewegung eines Beutetiers ist ein starker und unverzichtbarer Reizparameter für den Angriff eines jungen Anolis lineatus, ebenso wie für A. carolinensis und A. polylepis (Burg-

hardt 1964, Askew 1970, Goodman 1971), wenn diese nicht auf einen Futtergabeort dressiert sind (Burghardt 1964). Nur A. aquaticus, der direkt an Flußufern lebt, greift auch bewegungslose Beute an. Die Fähigkeit, Beute nicht (nur) an ihrer Bewegung zu erkennen, erscheint für eine Art in einer teilweise konstant bewegten Umwelt adaptiv. Die Ontogenese des Erkennens bewegungsloser Beute bei A. aquaticus ist nicht bekannt (Goodman 1971).

Roth und Luthardt (1980) zeigen, daß Feuersalamander, die 10 Monate lang mit unbewegter Beute gefüttert wurden, diese eher erkennen als Salamander, die nur Erfahrung mit sich bewegender Beute haben.

Die Ergebnisse (Kap. C.7) zeigen, daß Beute, die sich mit einer Geschwindigkeit von 1,0 - 1,5 cm/s fortbewegt, von ein bis zwei Wochen alten Anolis am häufigsten angegriffen wurde. Diese Geschwindigkeit gilt für Heimchen und Wachsräupe und entspricht der maximalen Fortbewegungsgeschwindigkeit der Wachsräupe sowie der durchschnittlichen des Heimchens. Ameisen bewegen sich schneller fort und werden wahrscheinlich deswegen, und nicht nur wegen ihrer Gestalt (Kap. C.5), häufiger abgelehnt.

Diese Ergebnisse stimmen mit denen von Lauf (1980) überein, der sechs bis zwölf Wochen alten A. lineatopus in einer ähnlichen Versuchsanordnung 1,0 und 4,1 cm/s schnell bewegte Heimchen und Wachsräupen bot. Ähnliche gut Beutefang auslösende Geschwindigkeiten wurden festgestellt für Thamnophis s. sirtalis (1,2 cm/s, Burghardt und Denny 1983) und Hydromantes italicus (0,5 - 2,5 cm/s, Roth 1976). Lacerta vivipara dagegen reagiert am stärksten auf ca 6,0 cm/s schnell bewegte Attrappen (Czaker 1972).

Auch die Eigenbewegung von Körperanhängen der Beute scheint ein wichtiger Reiz zu sein, denn die festgeklebten, künstlich bewegten Beutetiere mußten sich selbst bewegen, um angegriffen zu werden (Kap. C.7). Ebenso gebotene weiße wurmförmige Attrappen

pen wurden fast nie angegriffen (v.Brockhusen-Holzer unveröffentl., s. auch Hemmer und Schipp 1969).

Andere Reizparameter können mit der Bewegungsweise interagieren. Laubfrösche Hyla cinerea reagieren verschieden auf einander ähnliche Bewegungen mehrerer Dipteren (Freed 1980, 1982). Der Schleuderzungen-Salamander Hydromantes genei bevorzugt bei geringen Geschwindigkeiten schrittweise Bewegung, bei hohen Geschwindigkeiten gleichförmige (Roth 1978). Auch die Orientierung des bewegten Beuteobjekts kann mit der Fortbewegungsform und -geschwindigkeit interagieren. Luthardt und Roth (1979) boten Salamandra salamandra rechteckige Attrappen mit ihrer Längsachse in Bewegungsrichtung oder senkrecht dazu, kontinuierlich oder schrittweise bewegt, in verschiedenen Geschwindigkeiten. Die Salamander reagierten am häufigsten auf den „Wurm“, wenn er langsam gleichmäßig oder mit hoher Schrittfrequenz bewegt wurde, und am häufigsten auf den schnellen „Antiwurm“, egal, ob er gleichförmig oder schrittweise bewegt wurde. Entsprechend fanden Roth und Jordan (1984) im Tectum opticum Neuronenzellen, die abhängig von der Geschwindigkeit der wahrgenommenen Attrappe auf verschiedene Formen verschieden stark antworteten.

Die eben besprochenen Untersuchungen an Salamandern wurden mit Attrappen durchgeführt. Die Versuche mit künstlich bewegter Beute (Kap. C.7) sind ein Kompromiß zwischen Darbietungen von Attrappen und natürlichen Beutetieren. Der Widerspruch in den Antworten der Anolis auf frei gebotene und künstlich bewegte Beutetiere legt nahe, daß Befunde aufgrund von künstlichen Reizdarbietungen nicht auf die natürliche Beutereaktion übertragen werden können.

D.1.2. Einflüsse des Versuchstiers

a) Ethotypische Unterschiede

Heimchenablehner unterscheiden sich von Heimchenfressern dadurch, daß sie seltener gelbe und schwarz bemalte Heimchen sowie schwarz bemalte Wachsraupen angreifen (Abb. 9). Mit *Drosophila* vorgefütterte Heimchenfresser reagieren ähnlich wie Heimchenablehner. Die ethotypischen Unterschiede können also durch Änderung des Hungerzustandes beeinflußt werden. Das legt die Vermutung nahe, daß Heimchenfresser im allgemeinen schneller angreifen als Heimchenablehner. v.Brockhusen-Holzer und Heller (einger.) zeigten, daß Heimchenablehner häufig ein geringeres Schlüpfgewicht haben als Heimchenfresser. Möglicherweise sind größere (=schwerere) Anolis einfach hungriger. Dafür spricht auch, daß die meisten anfänglichen Heimchenablehner durch Hunger zu Heimchenfressern werden (Lauf 1980, Kap. C.4).

Damit kann aber nicht erklärt werden, daß Heimchenablehner die „Farben“ gelb und schwarz abhängig von Wachsraupe und Heimchen verschieden bewerten, Heimchenfresser dagegen gleichartig. Ebenso widerspricht der Hypothese einer einfachen hungerabhängigen Änderung der Angriffsbereitschaft, daß Heimchenablehner schnell bewegte Heimchen langsam bewegten vorziehen, Heimchenfresser dagegen umgekehrt verfahren. Diese Bevorzugung ist sogar noch im Alter von sechs bis zwölf Wochen nachweisbar, wenn alle Heimchenablehner zu Heimchenfressern geworden sind (Lauf 1980).

Auf Ameisen reagieren die Ethotypen nicht nachweislich verschieden. Allerdings zeigen die Ergebnisse von Kap. C.4, daß in der Ontogenese einem Erstangriff auf eine Ameise immer ein Erstangriff auf ein Heimchen vorausgeht.

b) Einfluß des Alters der Versuchstiere

Die meisten ein bis zwei Wochen alten A. lineatopus lehnen alle Ameisen ab und greifen alle weißen Beutetiere, die nicht Ameisen sind, sowie alle nicht schwarzen wurmförmigen Beutetiere an. Ihre Reaktionen auf nicht weiße Grillen und schwarze wurmförmige Beutetiere dagegen hängen von ihrem Ethotyp und/oder von ihrer Beuteerfahrung bzw. ihrem Alter ab (Kap. C.3, C.6).

Über fünf Wochen alte Versuchstiere greifen wahrscheinlich alle weißen Beutetiere und alle nicht schwarzen Nicht-Ameisen an. Ihre Reaktionen auf die übrigen Beutetiere, also gelbe und schwarze Ameisen sowie schwarze Nicht-Ameisen, sind individuell verschieden und korrelieren wahrscheinlich mit dem Ethotyp (Kap. C.3, C.6.1).

Je älter die Anolis werden, umso mehr Beutetiere greifen sie an. Bei dieser Erweiterung ihres Beutespektrums werden wahrscheinlich viele Beutemerkmale abhängig voneinander verarbeitet, wobei je nach Altersstufe die Reizparameter verschiedenen wichtig zu sein scheinen. So scheinen die Anolis in bestimmten Altersstufen innerhalb bestimmter Beutekategorien aufgrund von Farbe/Helligkeit nur zwischen weiß und nicht-weiß zu unterscheiden und erst in höherem Alter auch zwischen gelb und schwarz. Ähnlich beeinflußt bei jüngeren Entwicklungsstadien von Salamandra salamandra die Größe der Attrappenfläche unabhängig von Form und Orientierung den Auslösewert stark, dagegen bei älteren Entwicklungsstadien Form und Orientierung zur Bewegungsrichtung (Himstedt et al. 1976).

Während Heimchenfresser schon früh alle Wachsraupen und Grillen angreifen (Kap. C.6), erweitern Heimchenablehner ihr Beutespektrum. Auch diese Befunde sind ähnlich denen der Feuersalamanderlarven, die, gleichaltrig, individuell verschieden auf bestimmte Attrappen reagieren, die einen ebenso unspezifisch wie jüngere Larven, die anderen so spezifisch wie

ältere Entwicklungsstadien. Übergänge zwischen diesen beiden Gruppen waren nicht zu beobachten. Himstedt et al. (1976) vermuten, daß die Verhaltensänderung auf Reifungsprozessen beruht.

Während allerdings die Salamander ihr Beutespektrum einengen, erweitern es die Anolis und ebenso die Bergeidechse (Czaker 1972) im Laufe der Zeit.

D.2. Mögliche Verarbeitungsmechanismen

Die jungen Anolis lehnen individuell trotz Hungers bestimmte Beutetiere ab. Da sie sich für den Beobachter nicht erkennbar in der Fähigkeit unterscheiden, ein Beutetier zu erjagen, könnte man die individuellen Unterschiede eher auf der affe-renten Seite der Reaktion vermuten.

Bevor die Versuchsergebnisse im einzelnen diskutiert werden, soll ein allgemeines Modell eines (A)AMS vorgestellt werden (Abb. 19).

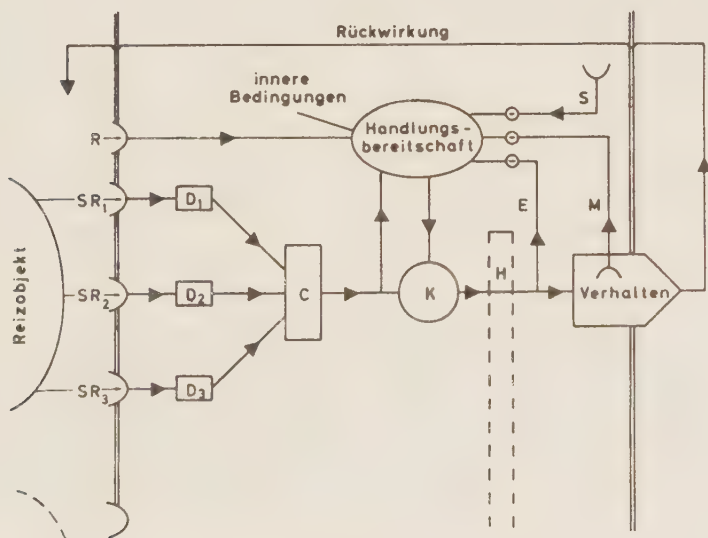


Abb. 19. Idealisierendes vereinfachtes Funktionsschaltbild für eine Reaktion, die durch ein bestimmtes Reizobjekt ausgelöst wird. SR_{1,2,3} = Schlüsselreize, R = nicht spezifische Reize, D_{1,2,3} = Detektoren, C = Cumulator, K = Koinzidenzelement, H = Höchstwertdurchlaß, E = Efferenzabzweig, S = Sinnesmeldung über erfolgtes Verhalten, M = Meldung über Verhaltensablauf (Verändert nach Hassenstein 1980).

Ein (A)AM einer Reaktion umfaßt nach Schleidt (1964) alle Strukturen des Organismus, die an der selektiven Auslösung dieser Reaktion wesentlich beteiligt sind, außer den motorischen Instanzen. Andere Autoren dagegen beschränken den (A)AM nur auf ein datenverarbeitendes System, das die von vielen Sinneszellen eintreffenden Meldungen daraufhin analysiert, ob die reaktionsauslösende Reizkombination vorliegt (z.B. Jander 1964, 1968, Hassenstein zuletzt 1980, Buchholtz 1982).

Jander (1964, 1968) unterteilt den (A)AM in Detektoren (sinnverwand mit perzeptorischen Korrelaten (Curio 1969)), die als spezialisierte Teilmechanismen auf einzelne Reize ansprechen und den nachgeschalteten Cumulator (Jander 1968), in dem die Einzelmeldungen der Detektoren zusammengefaßt werden. Dabei können sich diese Meldungen nicht nur einfach aufsummieren, sondern auch gegenseitig beeinflussen (Übersicht in Curio 1975), wobei sowohl Reizkompression (Jander 1968) als auch Reizverstärkung (Curio 1975) auftreten können. Mehrere Möglichkeiten der Verrechnung von Einzelreizen von der ausschließlich additiven bis zur ausschließlich multiplikativen sind denkbar (Curio 1975).

Die vom (A)AM weitergeleitete Meldung wird in Hassensteins Modell (zuletzt 1980) in einem Koinzidenzelement mit Informationen aus den Instanzen der Handlungsbereitschaft verrechnet. Sowohl innere Bedingungen (z.B. Hungerzustand) als auch nicht spezifische Außenreize, z.B. ökologische Einflüsse (Buchholtz 1982), beeinflussen die Handlungsbereitschaft des Tiers.

Die aus der Verrechnung der Handlungsbereitschaft mit dem wahrgenommenen Reizobjekt resultierende Verhaltenstendenz wird zu den motorischen Instanzen weitergeleitet, wenn sie nicht durch andere aktivierte Verhaltenstendenzen lateral gehemmt wird. Efferenzrückmeldungen zu den Instanzen der Handlungsbereitschaft könnten von der Kommandobahn abzweigen und/oder von Sinnesmeldungen über den Handlungsablauf und/oder als Ergebnis des ausgeführten Verhaltens. Dieses wirkt wieder auf die Außenreizsituation zurück.

In Abb. 19 unten ist gestrichelt ein weiteres Reizobjekt angedeutet, das einen anderen, in dieser Zeichnung nicht dargestellten (A)AM wie oben beschrieben anspricht. Werden zwei oder mehrere (A)AMs gleichzeitig aktiviert, so wird nach dem Prinzip der lateralen Hemmung nur die stärkste aktivierte Verhaltenstendenz weitergeleitet.

Die von Jander (1964) modellierten Detektoren können an verschiedenen Orten der Reizverarbeitung angenommen werden. So leiten bei Fröschen, Kröten, Tauben, Kaninchen und Erdhörnchen schon in der Retina verschiedene Neuronenklassen bestimmte Eigenschaften des wahrgenommenen Objekts (z.B. Bewegung, Winkelgröße) mit einer bestimmten Impulsfrequenz weiter. Bei Säugetieren werden wahrscheinlich verschiedene Gestaltmerkmale eines Reizmusters von unterschiedlichen Neuronenklassen kortikaler Schichten repräsentiert (Übersicht in Ewert 1976).

Bei gleichem Reizobjekt und vermutlich gleicher Handlungsbereitschaft wird von manchen jungen Anolis das Verhalten Beutefang ausgeführt, von anderen nicht. Die Ursache ist möglicherweise in dem Bereich zu suchen, der in Abb. 19 links des Koinzidenzelements gezeichnet ist. Das gilt auch, wenn man jeweils mehrere (A)AMs für verschiedene Beute annimmt (Curio 1976), die in dasselbe Verhalten münden. Da die Aktivierung eines (A)AMs die anderen (Abb. 19 unten angedeutet) hemmen soll, kann eine gemeinsame Informationsleitung der Beute-(A)AMs erst hinter der Instanz des Höchstwertdurchlasses liegen.

Für die folgenden Überlegungen zu den möglichen beutereizverarbeitenden Mechanismen der jungen Anolis werden nur die Reaktionen auf Ameisen, Heimchen und Wachsraupen betrachtet. Diese Beutetiere wurden ausgewählt, weil zum einen Ameisen und Heimchen möglicherweise ähnlich verarbeitet werden, zum anderen die Wachsraupe am gegenüberliegenden Ende einer Beliebtheitsskala (v.Brockhusen 1977) steht und daher am wahrscheinlichsten davon verschieden verarbeitet wird.

Besteht ein Zusammenhang zwischen den Ablehnungen von Heimchen und Ameisen? Folgende Ergebnisse sprechen dafür:

Die Heimchenablehner nähern sich bei der Ablehnung von Heimchen ähnlich häufig (tendenziell seltener) der Beute wie die Versuchstiere bei einer Ameisenablehnung (Kap. C.2). Die auf S. 27 beschriebenen Ergebnisse legen nahe, daß ein Angriff auf eine Ameise im allgemeinen erst dann erfolgt, wenn schon ein Heimchen angegriffen wurde.

Eine Ameisendarbietung (der weißen, gelben bzw. schwarzen *Lasius*) hemmt selektiv den Angriff auf gelbe und schwarze Heimchen am folgenden Tag (Abb. 11).

Die individuelle Ablehnung von Ameisen (und damit auch Heimchen) könnte auf zwei Weisen zustande kommen:

- a. Die Ablehner „erkennen“ die angriffshemmenden Reize der Beutetiere
- b. Die Ablehner „erkennen“ nicht die angriffsauslösenden Reize der Beutetiere.

A. lineatopus hat ein sehr breites Beutespektrum und beute-naive Jungtiere greifen viele, sehr verschieden aussehende Beutetiere an (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck). Es könnte also viele verschiedenartige oder sehr wenige allgemeine angriffsauslösende Merkmale geben, von denen sicher auch Ameisen einige besitzen. Wenn die Ablehnung von Ameisen (und Heimchen) für Jungtiere adaptiv ist (s. S. 89), ist es näherliegend, daß ein Angriff auf Ameisen durch das Erkennen angriffshemmender Merkmale verhindert wird, als ein Unwirksamsein aller angriffsauslösenden Merkmale dieser Beute anzunehmen. So kann man die häufigen Annäherungen an die Ameisen und Grillen als Angriffe, die im Anfangsstadium gehemmt werden, deuten. Bei der Darbietung von Ameisen und Heimchen im Röhrchen (S. 25) pickten die Versuchstiere häufig heftig und wiederholt gegen das Röhrchen, wenn ein Heimchen darin umherlief, dagegen zaghaft und oft „ungezielt“ bei Ameisendarbietungen. Auch dieses Verhalten kann man als gehemmten Angriff deuten. Ferner hemmt allein das Sehen

einer Weg- bzw. Wiesenameise den Angriff auf ein tags darauf gebotenes gelbes oder schwarzes Heimchen, und der Anblick der Waldameise verhindert bei fünf bis acht Wochen alten Versuchstieren den Angriff auf die Wachsruppe (S. 24). Wenn die Ameise nur keine angriffsauslösenden Merkmale hätte, sollte sie die Reaktion auf danach gebotene Beutetiere nicht beeinflussen können.

Hier sollen zwei Möglichkeiten der Verarbeitung von Beutemerkmalen untersucht werden. Die erste nimmt an, daß es verschiedene perzeptorische „Kanäle“ gibt, die auf Reize jeweils bestimmter Beutetiere ansprechen. Die individuelle Variation entstünde dadurch, daß bestimmte „Kanäle“ bei den Ablehnern verschüttet sind (Curio 1976, s. auch 1969, 1975). Für das in Abb. 19 skizzierte Modell bedeutet das, daß ein bestimmter Beutetyp dem Reizobjekt entspricht, der die Schlüsselreize 1, 2 und 3 hat und andere Beutetypen anderen Reizobjekten entsprechen, die, wie in Abb. 19 unten gestrichelt angedeutet, einen (oder mehrere) andere(n) (A)AM(s) ansprechen.

Zweitens könnten die einzelnen Beutereize nach der Reizsummenregel für alle Beutetiere einheitlich verarbeitet werden. Alle Beutetiere würden dann in Abb. 19 dem einen Reizobjekt entsprechen, sie könnten allerdings zum Teil voneinander verschiedene Schlüsselreize haben, die im gemeinsamen Cumulator verarbeitet werden. Die individuelle Variation entsteht dann durch Schwellenverschiebung für einzelne Schlüsselreize.

Die „Mehrkanalhypothese“ besagt nach Curio (1969, 1975, 1976) folgendes:

Ein Kanal ist ein Filtermechanismus mit perzeptorischen Korrelaten oder Detektoren, die auf bestimmte Merkmale der äußeren Reizsituation abgestimmt sind. Ein Beutetyp hat danach eine bestimmte Reizkombination, die nur für ihn charakteristisch ist und die den für ihn ausgebildeten Kanal anspricht. Die übrigen, für andere Beutetypen zuständigen, Filtermechanismen sind davon unabhängig und die Reize, die ein Beutetyp mit anderen Beutetypen gemeinsam hat, sind relativ wirkungslos; d.h., die Schlüsselreize eines Typs interagieren miteinander, aber nicht mit denen anderer.

Voneinander unabhängige Kanäle haben folgende Konsequenzen:

1. Funktionale Unabhängigkeit der Kanäle

Die Darbietung eines Beutetiers sollte nur die Reaktion auf ein anderes Beutetier beeinflussen können, wenn beide denselben Filtermechanismus ansprechen. Reaktionen auf Beutetiere, die verschiedene Kanäle ansprechen, sollten voneinander unabhängig sein. Dies gilt z.B. für Generalisation und Habituation zwischen Beutetieren. Dabei muß eine efferente Sättigung der Antwort ausgeschlossen sein.

Folgende Ergebnisse betreffen die funktionale Unabhängigkeit der Kanäle:

- a) Heimchen werden im allgemeinen vor Ameisen angegriffen (Kap. C.4).
- b) Eine Ameisendarbietung wirkt angriffshemmend auf ein am nächsten Tag gebotenes Heimchen. Der Einfluß scheint mit steigendem Alter/Gewicht und/oder wachsender Reifung/Erfahrung mit anderen Beutetieren in wenigen Tagen zu sinken, so daß er bei den auf S. 20 beschriebenen Ethotypbestimmungen nicht mehr erkennbar ist.
- c) Eine Ameisendarbietung beeinflußt die Reaktion auf weiße Heimchen ebensowenig wie die auf Wachsraupen (Kap. C.6).

Die Reaktionen auf Heimchen und Ameisen scheinen also nicht voneinander unabhängig zu sein, wohl aber die auf Ameisen und Wachsraupen sowie auf Ameisen und weißbemalte Heimchen.

2. Austauschbarkeit von Reizen

Nur Merkmale von Beutetieren, die einen gemeinsamen Kanal ansprechen, dürfen in einem Beutetier gemischt auftreten, so daß sie nach der Reizsummenregel verarbeitet werden. Merkmale von Beutetieren, die verschiedene Kanäle ansprechen, sollten bei gemeinsamem Auftreten in einem Beutetier entweder in keinen der Kanäle passen, oder aber sie sollten zwar einen Kanal ansprechen, die Zufügung „kanalfremder“ Merkmale aber nicht die Reizstärke des auslösenden Beutetiers erhöhen.

3. Identische Änderung bzw. Hinzufügung eines neuen Reizes
Bei identischer Änderung eines zwei Beutetieren gemeinsamen Reizes sollten sich die Reaktionen auf beide Beutetiere gleichartig ändern, wenn beide denselben Kanal ansprechen. Sprächen sie verschiedene Kanäle an, so sollten die Reaktionen verschieden, nach Betrag und/oder Vorzeichen, verändert sein. Entsprechendes gilt für die Hinzufügung eines neuen, beiden Beutetieren fremden, Reizes.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Reizparameter Gestalt, Farbe/Helligkeit und Fortbewegungsgeschwindigkeit verändert. Während bei den angemalten bzw. bepuderten Beutetieren nur der Parameter Farbe/Helligkeit verändert zu sein schien und die künstlichen Farben den natürlichen Farben der drei Beutetiere weitgehend entsprachen, war bei den Veränderungen von Gestalt und Fortbewegungsgeschwindigkeit fraglich, ob die veränderten Beutetiere nur in den betreffenden Reizparametern und entsprechend den zu vergleichenden Beutetieren verändert waren.

Aus diesem Grund wird die Veränderung der Farbe als Reizmischung (2.) und als Änderung eines Reizes (3.) betrachtet, die Änderung der Fortbewegungsgeschwindigkeit aber nur als Hinzufügung eines neuen Reizes (3.), nämlich der veränderten Darbietungsform der Beutetiere. Die Gestaltänderungen, bei denen Heimchen mit Ameisenreizen und Ameisen mit Heimchenreizen versehen wurden, gelten als Reizmischung (2.), obwohl wahrscheinlich die Veränderungen nicht immer eindeutig einen bestimmten Reiz des Beutetiers ersetzten (z.B. Nachahmung des Petiolus auf Heimchen).

Folgende Ergebnisse betreffen die Austauschbarkeit von Reizen (2.):

- a) Die Reaktionen auf Heimchen-Ameisen-„Mischlinge“ liegen zwischen denen auf die unveränderten Beutetiere. Dabei werden die Reize wahrscheinlich abhängig vom Rest-Beutetier verschieden verarbeitet.
- b) Auf weiße Heimchen reagieren die Versuchstiere wie auf Wachsraupen, aber die gelbe Heimchenfarbe mindert die Angriffe auf Wachsraupen nicht.

Die Merkmale der Beutetiere sind also austauschbar, sowohl zwischen Heimchen und Wachsraupen als auch zwischen Ameisen und Heimchen.

Folgende Ergebnisse betreffen die identische Änderung bzw. die Hinzufügung eines neuen Reizes (3.):

a) Wachsaupen und Heimchen wurden mit gleichen Fortbewegungsgeschwindigkeiten geboten. Heimchenfresser reagierten auf die verschiedenen Geschwindigkeiten bei beiden Beutetieren gleichartig, Heimchenablehner dagegen abhängig vom Beutetier verschieden.

b) Wachsaupen und Heimchen wurden schwarz bemalt. Die Angriffshäufigkeiten für beide Beutetiere sanken. Die Reaktionen auf die beiden Beutetiere änderten sich abhängig vom Ethotyp gleichartig bzw. verschieden.

Im Gegensatz zu den oben erörterten Ergebnissen unterscheiden sich bei identischen Änderungen von Wachsaupen- sowie Heimchenreizen die Ethotypen in ihren Reaktionen: Heimchenfresser reagieren gleichartig auf die veränderten Beutetiere, Heimchenablehner verschieden.

Die Ergebnisse zu 1. und 2. stützen die Hypothese, daß Heimchen ähnliche Reize besitzen wie Ameisen und ähnlich verarbeitet werden. Allerdings differenzieren sowohl Heimchenablehner wie Heimchenfresser zwischen Heimchen und Ameisen (Kap. C.3,5,6). Es ist also ein gemeinsamer Kanal für die Verarbeitung der angriffshemmenden Reize von Ameisen und Heimchen denkbar, der für Heimchenablehner und Heimchenfresser gleichartig arbeitet, wobei Heimchenablehner eine höhere Angriffsschwelle haben.

Wie aber stehen Heimchen und Wachsaupen zueinander? Heimchenfresser reagieren auf verschieden gefärbte Wachsaupen und Heimchen gleichartig, Heimchenablehner reagieren auf sie verschieden, abhängig vom Rest des Beutetiers (Kap. C.6). Entsprechendes gilt für die verschieden schnell bewegten Heimchen und Wachsaupen (Kap. C.7 und Lauf 1980): Heimchenfresser bevorzugen langsam bewegte Heimchen und Wachsaupen vor schnell bewegten, während Heimchenablehner die Bewegungsgeschwindigkeit abhängig vom Beutetier verschieden verarbeiten. Dabei ist allerdings möglich, daß Heimchen und Wachsaupen nicht als solche verarbeitet werden (S. 65).

Nach diesen Ergebnissen scheinen Heimchenfresser die angriß- auslösenden Reize von Wachsaupen und Heimchen gleichartig, Heimchenablehner verschiedenartig zu verarbeiten. Für das Mehrkanalmodell hieße dies: es gibt einen gemeinsamen Kanal für Wachsaupen und Heimchen bei Heimchenfressern und zwei verschiedene für Wachsaupen und Heimchen bei Heimchenablehnern. Heimchen würden also bei Heimchenfressern in den angrißauslösenden Kanal der Wachsaupen passen, bei Heimchenablehnern in den angrißhemmenden Kanal der Ameisen. Da Heimchen und Ameisen wahrscheinlich einen gemeinsamen Kanal ansprechen (1. und 2.), sollten Heimchenfresser nur einen Kanal für alle drei Beutetiere haben.

Ist es aber sinnvoll, beutespezifische Kanäle anzunehmen, wenn diese so breit angelegt sein müssen, daß innerhalb von ihnen noch zwischen Beutetieren differenziert wird, und die so unspezifisch sind, daß es Beutetiere gibt, die einmal in den einen und einmal in den anderen Kanal passen (s. auch Kap. C.4)? Während es adaptiv ist, unveränderliche und störungsfreie Erkennungsmechanismen für lebenslange Feinde zu entwickeln (Curio 1975), sollte das Erkennen der angrißhemmenden Merkmale von Beutetieren, deren Schädlichkeit und Nährwert (S. 91 ff.) mit Eigenschaften des Räubers variiert, flexibler sein (s. auch Curio 1976, S. 112).

Der Hypothese der beutespezifischen Verarbeitungsmechanismen steht die eines einheitlichen, für alle Beutetiere gemeinsamen Erkennungsmechanismus gegenüber. Dieser besitzt eine große Anzahl Detektoren, die auf viele verschiedene angrißauslösende Reize und, vermutlich zahlenmäßig weniger, angrißhemmende Reize der Beutetiere ansprechen. Diese vielen Detektoren verursachen vielleicht auch eine gewisse individuelle Streuung (s. Curio 1969, Modell 2, S. 473 ff., Jander 1968), auf die vereinzelte Ablehnungen von Beutetieren zurückgehen mögen. In diesem System werden alle Reize nach der Reizsummenregel miteinander verarbeitet. Dabei können die Reizparameter miteinander interagieren (Kap. C.5, 6, 7, D.1.1). Die Unter-

schiede der Ethotypen liegen dann z.B. in der Anzahl der Detektoren oder, zentraler, in der Auswertung der verschiedenen angriffshemmenden und angriffsauslösenden Reize.

Einige Ergebnisse legen nahe, daß einzelne Merkmale zwischen Beutetieren austauschbar sind, es also eine einheitliche Verarbeitung aller Beutetiere gibt. Dabei trägt eine Ameise viele oder starke angriffshemmende Reize, eine Wachsraupe viele oder starke angriffsauslösende Reize (Kap. C.4, 5, 6, 7). Heimchenablehner haben danach eine höhere Angriffsschwelle für Heimchen und schwarze Wachsraupen als Heimchenfresser. Andere Ergebnisse deuten aber darauf hin, daß Heimchenablehner bestimmte Reize abhängig vom Rest des Beutetiers qualitativ anders verarbeiten als Heimchenfresser (Kap. C.6, 7).

Nachdem beide Verarbeitungsmechanismen nicht alle Ergebnisse erklären können, soll versucht werden, ein weiteres Modell zu entwickeln, das den beschriebenen Ergebnissen genügt.

In der vorliegenden Untersuchung wurde kein Merkmal mit einer übergeordneten absolut angriffshemmenden Wirkung gefunden: „Schwarz“ kann durch „wurmförmige Gestalt“ in seiner Wirkung gemildert werden und „Ameise“ durch „weiß“ (umgekehrt sind auch „weiß“ und „wurmförmig“ keine übergeordneten angriffsauslösenden Reize).

Diese gekoppelte Verarbeitung von angriffshemmenden und angriffsauslösenden Reizen läßt sich beschreiben für jeweils zwei Reizparameter in Form eines „Eigenschaftsfeldes“, über dem die Angriffs- bzw. Ablehnungswahrscheinlichkeit verteilt ist (Abb. 20). Die Ethotypen scheinen bestimmte Parameterkombinationen gleich zu verarbeiten - dabei können Heimchenablehner eine höhere Angriffsschwelle zeigen - bei anderen Kombinationen wichten sie verschieden. Es ergeben sich also z.B. bei der Parameterkombination „Farbe“ (im Bereich von weiß bis schwarz) und Gestalt (im Bereich von Heimchen bis Ameise) für die beiden Ethotypen etwa parallele Flächen (Abb. 20 oben),

dagegen bei der Kombination „Farbe“ (im Bereich von weiß bis schwarz) [bzw. Geschwindigkeit (im Bereich von 1,0 bis 4,5 cm/s) nicht abgebildet] und Gestalt (im Bereich von Heimchen bis

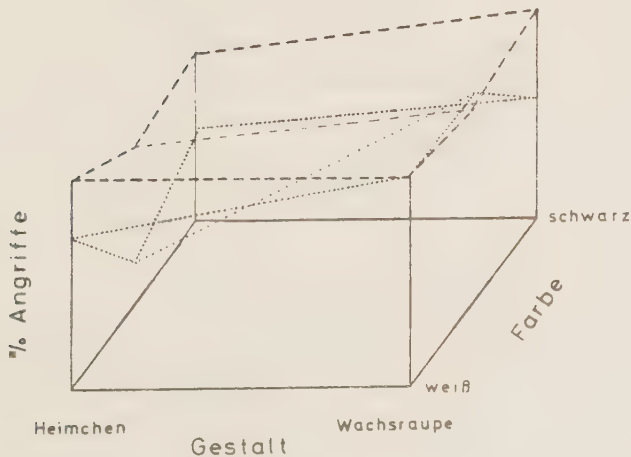
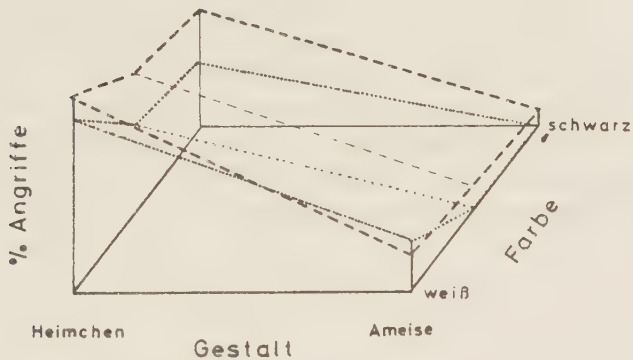


Abb. 20. Angriffswahrscheinlichkeit abhängig von Gestalt (Heimchen-Ameise oben bzw. Heimchen-Wachsräupe unten) und „Farbe“ (weiß-schwarz) der Beutetiere für Heimchenablehner (punktiert) und Heimchenfresser (gestrichelt).

Wachsräupe) verschiedene, sich zum Teil schneidende Flächen (Abb. 20 unten). Da die Wechselwirkungen sicher aber nicht nur zwischen jeweils zwei Parametern bestehen, müssen Eigenschaften zu einem Merkmalsraum zusammengefaßt werden, in dem die Angriffs/Ablehnungswahrscheinlichkeit verteilt ist. Abb. 21 soll dies anhand einer Skizze eines stark vereinfachten, qualitativen Modells für die Parameter Farbe, Geschwindigkeit und Gestalt veranschaulichen. Das Modell zeigt den Teil des Raumes, der, ausgehend vom beliebtesten Beutemuster, von den Vektoren „Farbe“, „Geschwindigkeit“ und „Gestalt“ aufgespannt wird. Weitere, mit Sicherheit vorhandene Vektoren ließen einen viel-dimensionalen Merkmalsraum entstehen.

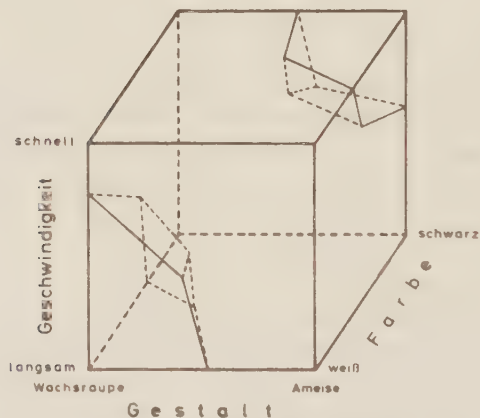


Abb. 21. Merkmalsraum der Beuteparameter Gestalt, Geschwindigkeit und „Farbe“, schematisch. Links vorn sicherer Angriffsraum, rechts hinten sicherer Ablehnungsraum der Anolispopulation.

In diesem Merkmalsraum lassen sich Trennflächen festlegen, die, wie Konfidenzintervalle, Teilräume bestimmter Angriff- und Ablehnungswahrscheinlichkeiten der Anolispopulation abgrenzen. Je nach der Lage der Eigenschaftsvektoren, die ein Beutetier beschreiben, erfolgt die entsprechende Reaktion.

Betrachtet man einen einzelnen Anolis, so kann man sich vorstellen, daß nach dem ursprünglichen Modell (Abb. 19) die Reize $SR_{1,2,3}$ eines Beutetiers die für sie zuständigen Detektoren ansprechen und in einem weiteren Schritt im Cumulator C und/oder im Koinzidenzelement K in das dem Merkmalsraum entsprechende Korrelat des Versuchstiers projiziert werden. Jeder Reiz entspricht dem Endpunkt einer für ihn charakteristischen Strecke auf seinem Eigenschaftsvektor. Diese Endpunkte werden dann miteinander verrechnet und ergeben einen dem Beutetier entsprechenden Punkt mit einer bestimmten Lage im Abbild des Merkmalsraums.

Der abgebildete Merkmalsraum eines Individuums kann aus zwei Teilräumen bestehen, nämlich einem Ablehnungs- und einem Angriffsraum, die lückenlos aneinander stoßen. Diese Teilräume sind bei einem Ablehner anders gestaltet als bei einem Allesfresser, und die Lage der Trennflächen kann innerhalb einer Ethotypgruppe individuell variieren.

Entsprechend den Eigenschaftsfeldern (Abb. 20) gibt es Bereiche, in denen die Reaktionen der beiden Ethotypen Heimchenfresser und Heimchenablehner übereinstimmen, und andere, in denen sie sich unterscheiden. Aufgrund der oben beschriebenen Modelle (S. 79 ff.) ergibt sich, daß der Bereich eines Teilraums, den beide Ethotypen gemeinsam haben und dessen Grenzflächen für die Ethotypen etwa parallel verlaufen, der Bereich der einheitlichen, für beide Ethotypen gleichen Verarbeitung ist. Die Bereiche dagegen, in denen sich die Räume der Ethotypen ausschließen, stimmen mit den beutespezifischen Kanälen, die für den betreffenden Ethotyp erschlossen bzw. verschüttet sind, überein.

Faktoren wie Hungerzustand, Beuteerfahrung oder Entwicklungsstand könnten über eine Verschiebung der abgrenzenden Hyperflächen zu einer Veränderung der Größe sowie der Form des Ablehnungsraums führen. Zunehmendes Alter würde auf die Grenzflächen wirken und die individuellen Schwankungen ihrer Lage sowie den Ablehnungsraum selbst verkleinern.

Die von Curio (1975, 1976) aufgestellten Voraussagen für Reaktionen auf Beutetiere, die verschiedene Kanäle bzw. einen gemeinsamen Kanal ansprechen (S. 80), können für dieses Modell abgewandelt werden.

1. Funktionale Unabhängigkeit

Die Darbietung eines Beutetiers könnte die Umgebung seines Punktes im abgebildeten Merkmalsraum verändern, wie z.B. eine benachbarte Grenzfläche des Teilraums. Dadurch kann ein benachbarter Punkt, der einem anderen Beutetier entspricht, nach der Darbietung in einem anderen Teilraum liegen als vorher (vergl. S. 80, 1.b)).

2. und 3. Austauschbarkeit von Reizen und identische Änderung bzw. Hinzufügung eines neuen Reizes.

Wenn die Strecken auf den Eigenschaftsvektoren, die bestimmte Beutetiere beschreiben, innerhalb eines Teilraums liegen, sind ihre Reize austauschbar. Die identische Hinzufügung eines weiteren Eigenschaftsvektors verändert die Lage des resultierenden Punktes, so daß er, abhängig von den Grenzflächen der Teilräume, in dem ursprünglichen Teilraum bleibt oder in den angrenzenden Teilraum verschoben wird (vergl. S. 81, 2.b), S. 82, 3.a), b)).

Vogel und v.Brockhusen-Holzer (im Druck) stellten fest, daß Feuerwanzen (Dysdercus jamaicensis) häufig abgelehnt werden. Weitere Befunde über häufige Ablehnungen, vor allem aposematisch gefärbter Beutetiere (angeboren bei Reptilien: Reznick et al. 1981, bei Vögeln: Smith 1975, 1977, Schuler 1982; mit unbekannter Ontogenese bei Reptilien: Sexton 1960, 1964, Sexton et al. 1966, Wood 1975, Johki und Hidaka 1979) lassen weitere Ablehnungsräume oder einen ausgedehnten Ablehnungsraum vermuten. Auch zahlreiche andere Teilräume sind denkbar, z.B. für „mit Sicherheit ungefährliche Beutetiere“ oder für „ungefährliche, aber wenig nahrhafte Beutetiere“.

D. 3 Biologische Bedeutung individueller Beuteselektion

Im Verlauf von fünf Jahren änderten sich die relativen Anteile der Heimchen, Asseln sowie diese beiden Beutetiere gleichzeitig ablehnenden Anolis an der Laborpopulation nicht. Die individuelle Beuteablehnung ist also kein Zufallsergebnis. Sie scheint auch kein Kunstprodukt der Laborbedingungen zu sein, da Untersuchungen auf Jamaika mit Wildfängen und einheimischer Beute einander ähnliche Ergebnisse aufweisen (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck). Nimmt man an, Verhalten sei angepaßt (s. Curio 1973, 1983), stellt sich die Frage, welche Selektionsdrucke individuelle Beuteselektion aufrecht erhalten können.

Heller (1980) entwickelte fünf Modelle zur Erklärung der individuellen Beuteselektion bei A. lineatopus. Vier davon fassen Beuteablehnung als altruistisches Merkmal auf. „Beuteablehner sparen mittelfristig Beute ein, die zum besseren Überleben verbleibender Beuteablehner wie Allesfresser dient („Spareffekt“)" (Heller 1980). Das fünfte Modell geht davon aus, daß die Ablehnung den ablehnenden Räuber selbst bevorteilen kann.

Die vier Selektionsmodelle, die Beuteablehnung als altruistisches Merkmal auffassen, scheinen für A. lineatopus nicht zuzutreffen (Vogel, einger.). Auch Erklärungsmöglichkeiten wie Heterozygotenüberlegenheit und Mutations - Selektionsgleichgewicht (s. Arnold 1981a) können ausgeschlossen werden, da eine genetische Verankerung der Beuteablehnung als unwahrscheinlich anzusehen ist (v.Brockhusen-Holzer und Heller einger.).

Beuteablehnung könnte für ein Individuum vorteilhaft sein, wenn die Beute manchmal gefährlich ist und der Grad der Gefährdung nicht stets vom Nutzen der gefressenen Beute aufgehoben wird. Heller (1980a, b) modellierte frequenzabhängige Selektion der Ethotypen durch gefährliche Beute. Dieses Modell trifft zwar mit seinen Bedingungen wahrscheinlich nicht auf A. lineatopus zu (Vogel in Vorb.), ist aber Ausgangspunkt für Überlegungen, die den Selektionswert der Ablehnung von Ameisen und, damit verbunden, Heimchen betreffen.

Neue Ergebnisse (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck) legen nahe, daß juvenile *Anolis* gegenüber Feindabwehrmechanismen (Stachel, Mandibeln) von Ameisen empfindlich sind. So senkt z.B. ein Ameisenstich in den Mundboden die Bereitschaft, ein neues Beutetier anzugreifen. Außerdem kann ein Massenangriff von *Crematogaster brevispinosa* Jungtiere töten (Vogel 1983). Andererseits können die *Anolis* nicht immer auf harmlose Ameisen als Beute verzichten: In Zeiten geringer Arthropodendichte, zur Trockenzeit, fressen Jungtiere Ameisen relativ häufiger als sonst (Fleming und Hooker 1975, Hettrich 1981, Stamps et al. 1981, Floyd und Jenssen 1983) und decken damit ihren Nahrungsbedarf. Jungtiere hätten also zumindest in der Trockenzeit einen Nachteil, wenn sie harmlose Ameisen ablehnen.

Sie können aber anscheinend nicht gänzlich harmlose von wehrhaften Ameisen unterscheiden, wie z.B. *Pheidole fallax* von *Solenopsis geminata*, zwei Ameisenarten, die in sehr unterschiedlichem Ausmaß im Heimbereich eines Schlüpfings auftreten (Vogel und Curio im Druck).

Sowohl die in Kap. C.3 und C.6 beschriebenen Ergebnisse als auch die Fütterungsversuche mit *Pheidole* und *Solenopsis* (Vogel und v.Brockhusen-Holzer im Druck) zeigen, daß Ablehnung bzw. Angriff nicht starr festgelegt sind und immer gleich erfolgen, sondern daß die Versuchstiere abgelehnte Beute ab und zu „probieren“ und von gefährlicher auf genießbare Beute und umgekehrt generalisieren.

Die Schlüpflinge unterscheiden sich danach in ihrer Bereitschaft das Risiko eines Angriffs auf eine gefährliche Beute einzugehen, sie sind Früh- bzw. Spätlerner bezüglich der Unterscheidung von gefährlicher und ungefährlicher Beute (Vogel und Curio 1983). Ein Frühlerner ist in einem Heimbereich ohne gefährliche Ameisen dem Spätlerner überlegen, dagegen an einem von wehrhaften Ameisen besetzten Ort benachteiligt.

Da in Trockenzeiten Ameisen gefressen werden müssen, sollten dann mehr Frühlerner auftreten. Schwere Anolis-Junge könnten resistenter gegen die Waffen der Beutetiere sein und daher auch eher ein Risiko eingehen, potentiell gefährliche Beute anzugreifen. Tatsächlich haben Allesfresser im Durchschnitt ein höheres Schlüpfgewicht als Ablehner (v.Brockhusen-Holzer und Heller einger.), und Schlüpflinge der Trockenzeit sind statistisch schwerer als die der Regenzeit (Vogel einger.).

E. Zusammenfassung

Beutenaive Echsen (Anolis lineatopus) aus Jamaika lehnen individuell Beute ab. Dabei werden am häufigsten und noch im Alter von mehreren Wochen Ameisen und schwarze Grillen abgelehnt, weniger häufig, aber zum Teil hartnäckig, Heimchen, seltener und kürzer Asseln, Wachsaupen dagegen nie. Die übrigen Beutetiere, Getreideschimmelkäferlarve und Mehlwurm, werden ähnlich häufig wie Asseln angegriffen.

Die vorliegende Arbeit untersucht,

1. ob bestimmte Beutetierarten aus verschiedenen Gründen abgelehnt werden,
2. ob eine Heimchenablehnung mit dem Ablehnen von Ameisen zusammenhängt,
3. wie sich Heimchenablehner und Heimchenfresser in ihren Wahrnehmungseigenschaften unterscheiden.

Zu 1.

a) Mit einer Kontingenzanalyse wurden die Reaktionen jedes Versuchstiers auf immer zwei Beutetiere untersucht. Heimchenablehner lehnten häufiger auch Asseln ab als Heimchenfresser, und Asselablehner lehnten häufiger Getreidekäferlarven ab als Asselfresser. Heimchenablehner und Getreidekäferlarvenablehner waren nicht überzufällig häufig identisch.

b) Während der jeweils ersten Darbietung näherten sich die Versuchstiere, bevor sie ablehnten, am häufigsten gelben und schwarzen Ameisen (*Lasius*), schwarzen Grillen, Asseln und Heimchen, dagegen selten Mehlwürmern und Getreidekäferlarven.

Die Ergebnisse stützen die Annahme, daß Mehlwürmer und Getreidekäferlarven aus anderen Gründen abgelehnt werden als Heimchen und Ameisen, und daß ein Teil der *Anolis* auf Asseln ähnlich wie auf Heimchen, ein anderer Teil auf Asseln wie auf die wurmförmigen Beutetiere reagiert.

Die weiteren Untersuchungen betrafen nur noch die Reaktionen auf Ameisen, Grillen und Heimchen sowie Wachsaupen.

Zu 2.

a) Ablehnungen von Heimchen und Grillen sowie die der Ameisen sind altersabhängig. Dabei reagieren Schlüpflinge auf Heimchen und schwarze Grille verschieden, aber erst fünf Wochen alte Jungtiere unterscheiden zwischen gelber und schwarzer Ameise.

b) Die Ablehnungsdauer von Heimchen sowie die von Ameisen kann durch Hunger verkürzt werden, eine Ameisenablehnung kann aber nicht kürzer als die Heimchenablehnung werden, d.h. die Versuchstiere, die eine Ameise angriffen, fraßen immer auch ein Heimchen.

c) Zur Identifizierung der angriffshemmenden Reize der Ameisen wurden Heimchen mit Ameisenmerkmalen und Ameisen mit Heimchenmerkmalen versehen. Die Versuchstiere unterschieden die veränderten Heimchen und Ameisen gut voneinander und reagierten abhängig vom „Rest des Beutetiers“ verschieden. Möglicherweise traf die Gestaltveränderung keinen für die Ameisenablehnung verantwortlichen Reiz.

d) Die erstmalige Darbietung einer Lasius-Ameise hemmt spezifisch den Angriff auf ein am folgenden Tag gebotenes gelbes oder schwarzes Heimchen.

Die Ergebnisse legen nahe, daß Heimchen und Ameisen aus ähnlichen Gründen abgelehnt werden.

Zu 3.

a) Heimchenfresser und Heimchenablehner unterscheiden sich nicht in ihren Reaktionen auf Ameisen, weder auf weißgepuderte, gelbe oder schwarze Lasius, noch auf mit Heimchenmerkmalen versehene Formica. Dies gilt für alle in dieser Arbeit untersuchten Altersstufen.

b) Heimchenfresser und Heimchenablehner unterscheiden sich in ihren Reaktionen auf gelb und schwarz gefärbte Heimchen und Wachsraupen. Während Heimchenfresser die Farben unabhängig vom „Beutetier-Rest“ einheitlich verarbeiten, gewichteten Heimchenablehner die Farben gelb und schwarz bei Heimchen und Wachsraupen verschieden.

c) Heimchenfresser und Heimchenablehner unterscheiden sich in ihrer Bevorzugung von künstlich bewegten Heimchen und Wachsraupen. Während Heimchenfresser immer die langsamen Beutetiere bevorzugen, tun dies die Heimchenablehner nur bei Wachsraupen. Dagegen ziehen sie schnell bewegte Heimchen den langsam bewegten vor.

Die Ethotypen unterscheiden sich also nicht in den Reaktionen auf Ameisen, sondern sie reagieren verschieden auf Heimchen und veränderte Wachsraupen.

Es werden zwei Möglichkeiten der Verarbeitung von Beutemerkmalen diskutiert: 1. Mehrkanalhypothese: Die Versuchstiere erkennen verschiedene Beutetiere mit Hilfe verschiedener Auslösemechanismen (=AMs). Die individuelle Ablehnung eines Beutetiers erfolgt durch Ausfall des betreffenden AMs. 2. Hypothese eines einheitlichen Beuteerkennungsmechanismus. Die individuelle Ablehnung eines Beutetiers erfolgt durch verschieden hohe Schwellenwerte für reaktionsauslösende bzw. -hemmende Reize im System.

Da beide Modelle der Verarbeitung nicht alle Ergebnisse erklären können, wurde das Modell eines vieldimensionalen Merkmalsraums entwickelt. In diesem befinden sich Teilräume für vorwiegende Ablehnung bzw. Annahme. Die Grenzflächen dieser Teilräume können für Ethotypen verschieden verlaufen und verändern sich unter dem Einfluß verschiedener Faktoren wie z.B. Alter, Hunger, Erfahrung.

F. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. E. Curio, der meine Arbeit mit unermüdlichem Interesse förderte und stets mit anregenden Diskussionen zur Seite stand.

Für weitere gewinnbringende Diskussionen möchte ich Dr. R. Heller, Dr. R. Kühne, Dr. M. Milinski, Dipl.-Math. K. Regelmann, Dr. B. Rohnacher, Dr. E. Schuler, Dr. W. Schuler und Dr. P. Vogel danken.

Ohne die umsichtige Betreuung der Zuchtpaare durch Herrn O. Scholl hätten nicht die vielen Versuchstiere zur Verfügung gestanden. Hilfe bei der Aufzucht der Jungtiere und der Betreuung der Beutetierzuchten erhielt ich von I. Cebulla, R. Grabisch, W. Hettrich, S. Korth, P. Lauf und M. Spieles. Dr. A.-R. Börner und Dr. P. Vogel unterstützten die Zucht mit neuen Wildfängen aus Jamaika. Beim Bau der Versuchsaapparatur half Dipl.-Biol. B. Meier. Für die Apparatur zur künstlichen Fortbewegung der Beutetiere stellten mir Herr W. Dreckmann einen Motor und Herr J. Matthies einen Transformator zur Verfügung. A. Bassaris half bei einer Zeichnung und bei Photolaborarbeiten. Ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte diese Arbeit durch Sachbeihilfen an Herrn Prof. Dr. E. Curio, Az. Cu 4/19-22, und Cu 4/24.

G. Literaturverzeichnis

- Armstrong, J.A., Gamble, H.J., Goldby, F. (1953) Observations on the olfactory apparatus and the telencephalon of Anolis, a microsmatic lizard. J. Anatomy 87, 288-307
- Arnold, S.J. (1977) Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the garter snake Thamnophis elegans. Science 197, 676-678
- (1981 a) Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake Thamnophis elegans. Evolution 35, 489-509
- (1981 b) Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of feeding response in crosses between geographic races of the garter snake, Thamnophis elegans. Evolution 35, 510-515
- (1981 c) The microevolution of feeding behavior. In: Kamil, A.C. und Sargent, T.D. (eds) Foraging behavior. Garland STPM Press, New York, London
- Askew, H.R., Musimeki, M., Sloane, L., Stephan, L. (1970) Effects of prey movement and background on predatory behavior of chameleons. Psychon. Sci. 20, 171
- v.Brockhusen, F. (1976) Erfahrungen bei der Haltung und Zucht von Anolis lineatopus (Sauria, Iguanidae) aus Jamaika. Salamandra 12, 103-105
- (1977) Untersuchungen zur individuellen Variabilität der Beuteannahme von Anolis lineatopus (Rept., Iguanidae). Z. Tierpsychol. 44, 13-24
- , Curio, E. (1975) Die innerartliche Variabilität der Beutewahl beuteerfahrungsloser Anolis. Experientia 31, 45

- Bryan, J.E. (1973) Feeding history, parental stock and food selection in rainbow trout. *Behav.* 45, 123-153
- Buchholtz, Ch. (1982) Grundlagen der Verhaltensphysiologie
Verlag Vieweg und Sohn, Braunschweig, Wiesbaden
- Burghagen, H. (1979) Der Einfluß von figuralen visuellen Mustern auf das Beutefangverhalten verschiedener Anuren.
Dissertation der Gesamthochschule Kassel.
- Burghardt, G.M. (1964) Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards Anolis carolinensis and Eumeces fasciatus. *Copeia* 3, 576-578
- (1967) The primacy effect of the first feeding experience in the snapping turtle. *Psychon. Sci.* 7, 383-384
- (1969) Effects of early experience on food preference in chicks. *Psychon. Sci.* 14, 7-8
- (1970) Intraspecific geographical variation in chemical food preference of newborn garter snakes (Thamnophis s. sirtalis). *Behav.* 36, 246-257
- (1971) Chemical cue preferences of newborn snakes. Influence of prenatal maternal experience. *Science* 171, 921-923
- (1975) Chemical prey preference polymorphism in newborn garter snakes, Thamnophis sirtalis. *Behav.* 52, 202-225
- , Denny, D. (1983) Effects of continuous prey movement and prey odor on feeding in garter snakes. *Z. Tierpsychol.* 62, 329-347
- Capretta, P. (1969) The establishment of food preference in chicks Gallus gallus. *Anim. Behav.* 17, 229-231
- Curio, E. (1969) Funktionsweise und Stammesgeschichte des Flugfeinderkennens einiger Darwinfinken (Geospizinae). *Z. Tierpsychol.* 26, 394-487

- (1970) Die Selektion dreier Raupenformen eines Schwär-
mers (Lepidopt., Sphingidae) durch einen Anolis (Rept., Igu-
anidae). Z. Tierpsychol. 27, 899-914
- (1973) Towards a methodology of teleonomy. Experien-
tia 29, 1045-1058
- (1975 a) The functional organization of anti-preda-
tor behaviour in the pied flycatcher: A study of avian vi-
sual perception. Anim. Behav. 23, 1-115
- (1975 b) Experimentelle Untersuchungen zur Öko-Etho-
logie von Räuber-Beute-Beziehungen. Verh. Dtsch. Zool.
Ges. 1975, 81-89
- (1976) The ethology of predation. Springer Verlag,
Berlin, Heidelberg.
- (1983) Time - energy budgets and optimization.
Experientia 39, 25-34
- , Möbius, H. (1978) Versuche zum Nachweis eines Riechver-
mögens von Anolis l. lineatopus (Rept., Iguanidae). Z. Tier-
psychol. 47, 281-292
- Czaker, E. (1972) Optische Auslösemechanismen im Beutefangver-
halten der Bergeidechse Lacerta vivipara Jacq. Zool. Jb.
Physiol. 76, 554-584
- Dix, M.W. (1968) Snake food preference: Innate intraspecific
geographic variation. Science 159, 1478-1479
- Ewert, J.P. (1968) Der Einfluß von Zwischenhirndefekten auf
die Visuomotorik im Beute- und Fluchtverhalten der Erdkröte
(Bufo bufo L.). Z. vergl. Physiologie 61, 41-70
- (1976) Neuro-Ethologie, Einführung in die neuro-
physiologischen Grundlagen des Verhaltens. Heidelberger
Taschenbücher 181, Springer Verlag, Berlin, Heidleberg.
- Fleming, T.H., Hooker, R.S. (1975) Anolis cupreus: The response
of a lizard to tropical seasonality. Ecology 56, 1243-1261
- Floyd, H.B., Jenssen, T.A. (1983) Food habits of the
Jamaican lizard Anolis opalinus: Resource partitioning and
seasonal effects examined.
Copeia (im Druck)

- Freed, A.N. (1980) Prey selection and feeding behavior of the green treefrog (Hyla cinerea). Ecology 61, 461-465
- (1982) A treefrog's menu: Selection for an evenings meal. Oecologia 53, 20-26
- Fuchs, J.L., Burghardt, G.M. (1971) Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals. Learning and Motivation 2, 271-279
- Gove, D., Burghardt, G.M. (1975) Responses of ecologically dissimilar populations of the water snake Natrix s. sipedon to chemical cues from prey. J. Chem. Ecol. 1, 25-40
- Goodman, D. (1971) Differential selection of immobile prey among terrestrial and riparian lizards. Am. Nat. 86, 217-219
- Grüsser, O.J., Grüsser-Cornehls, U. (1968) Neurophysiologische Grundlagen visueller angeborener Auslösemechanismen beim Frosch: Z. vergl. Physiol. 59, 1-24
- Hassenstein, B. (1980) Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht. Piper Verlag, München
- Heller, R. (1980 a) Biomathematische und experimentelle Beiträge zur Theorie der Nahrungsnutzung durch Räuber. Dissertation an der Ruhr-Universität Bochum
- (1980 b) Foraging on potentially harmful prey. J. theor. Biol. 85, 807-813
- Hemmer, H., Schipp, R. (1969) Zum Verhalten des Tokchs (Gekko gekko L.). Z. Tierpsychol. 27, 591-609
- Hettrich, W. (1981) Nahrungsspektrum und Körperwachstum juveniler Anolis lineatopus (Rept., Iguanidae). Staatsexamensarbeit der Ruhr-Universität Bochum
- Himstedt, W., Freidank, U., Singer, E. (1976) Die Veränderung eines Auslösemechanismus im Beutefangverhalten während der Entwicklung von Salamandra salamandra (L.). Z. Tierpsychol. 41, 235-243

- , Roth, G. (1980) Neuronal responses in the tectum opticum of Salamandra to visual prey stimuli. J. comp. Physiol. 135, 251-257
- Jander, R. (1964) Die Detektortheorie optischer Auslöser von Insekten. Z. Tierpsychol. 21, 302-307
- (1968) Über die Ethometrie von Schlüsselreizen, die Theorie der telotaktischen Wahlhandlung und das Potenzprinzip der terminalen Cumulation bei Arthropoden. Z. vergl. Physiol. 59, 319-356
- Johki, Y., Hidaka, T. (1979) Function of the "warning coloration" in larvae of a diurnal moth, Pryeria sinica Moore (Lepidoptera: Zygaenidae). Appl. Ent. Zool. 14, 164-172
- Krebs, J. (1973) Behavioral aspects of predation. In: Bateson, P.P., Klopfer, P.H. (eds.) Perspectives in ethology. Plenum Press, New York, London
- Lauf, P. (1980) Beutegeschwindigkeit als Reizparameter für Anolis lineatopus (Rept., Iguanidae). Staatsexamensarbeit an der Ruhr-Universität Bochum
- Lienert, G.A. (1978) Verteilungsfreie Methoden der Biostatistik. Band II. Verlag Anton Hein, Meisenheim am Glan
- Luthardt, G., Roth, G. (1979) The relationship between stimulus movement pattern in the prey catching behavior of Salamandra salamandra. Copeia 1979, 442-447
- Mahmoud, I.Y., Lavenda, N. (1969) Establishment and eradication of food preferences in red-eared turtles. Copeia 1969, 298-300.
- Moermond, T.C. (1981) Prey attack behavior of Anolis lizards. Z. Tierpsychol. 56, 128-136
- Musolf, W. (1955) Untersuchungen über Farbensinn und Purkinjesches Phänomen bei drei ökologisch verschiedenen Typen der Echsen (Lacertilia) mit Hilfe der optomotorischen Reaktion. Zool. Beitr. N.F. 1, 399-426

- Quine, D.A., Cullen, J.M. (1964) The pecking response of young arctic terns Sterna macrura and the adaptiveness of the "releasing mechanism". Ibis 106, 145-173
- Rabinowitch, V. (1969) The role of experience in the development and retention of seed preferences in zebra finches. Behav. 33, 222-236
- Rand, A. (1967) Ecology and social organisation in the iguanid lizard Anolis lineatopus. Proc. US Nat. Mus. 122, 1-79
- Reznick, D., Sexton, O.J., Mantis, C. (1981) Initial prey preferences in the lizard Sceloporus malachiticus. Copeia 1981, 681-686
- Roth, G. (1976) Experimental analysis of the prey catching behavior of Hydromantes italicus (Amphibia, Plethodontidae). J. comp. Physiol. 109, 47-58
- (1978) The role of stimulus movement patterns in the prey catching behavior of Hydromantes genei (Amphibia, Plethodontidae). J. comp. Physiol. 123, 261-264
- , Luthardt, G. (1980) The role of early sensory experience in the prey catching responses of Salamandra salamandra to stationary prey. Z. Tierpsychol. 52, 141-148
- , Jordan, M. (1982) Response characteristics and stratification of tectal neurons in the toad Bufo bufo (L.). Exp. Brain Res. 45, 393-398
- , Wiggers, W. (1983) Responses of the toad Bufo bufo (L.) to stationary prey stimuli. Z. Tierpsychol. 61, 225-234
- Sachs, L. (1967) Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg . 3. Auflage.
- Schleidt, W. (1964) Wirkungen äußerer Faktoren auf das Verhalten. Fortschr. Zool. 16, 469-499
- Schuler, W. (1982) Zur Funktion von Warnfarben: Die Reaktion junger Stare auf wespenähnlich schwarz-gelbe Attrappen. Z. Tierpsychol. 58, 66-78

- Sexton, O.J. (1960) Experimental studies on artificial Batesian mimics. Behav. 15, 244-252
- (1964) Differential predation by the lizard, Anolis carolinensis, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. Anim. Behav. 12, 101-110
- , Hoyer, C., Ortleb, E. (1966) Anolis carolinensis: Effects of feeding on reaction to aposematic prey. Science 153, 1140
- Siegel, S. (1956) Nonparametric statistics. Mc Graw-Hill, Tokyo
- Smith, S.M. (1975) Innate recognition of coral snake pattern by a possible avian predator. Science 187, 759-760
- (1977) Coral-snake pattern recognition and stimulus generalisation by naive great Kiskadees (Aves, Tyrannidae). Nature 265, 535-536
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. (1981) Biometry. Freeman and Company, San Francisco
- Stamps, J., Tanaka, S., Krishnan, V.V. (1981) The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. Ecology 62, 1079-1092
- Svoboda, B. (1969) Die Bedeutung von Farb-, Form- und Geruchsmerkmalen für das Vermeiden-Lernen von Beuteobjekten bei Lacerta agilis L. Dissertation Wien
- Tiemann, G. (1972) Untersuchung über das Farbsehvermögen einiger tagaktiver Echsen und Schildkröten sowie einer Blindschleiche. Z. Tierpsychol. 31, 337-347
- Tinbergen, L. (1960) The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. Neerl. Zool. 13, 265-343
- Vogel, P. (1983) On an ant-lizard interaction. Oecologia 58, 269-271
- (eingereicht) Seasonal hatchling recruitment and juvenile growth in Anolis lineatopus.

- , Curio, E. (1983) Antwort eines Räubers auf gefährliche und mit ihr verwechselbare, ungefährliche Beute. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983, 247 G. Fischer Verlag, Stuttgart
- , v.Brockhusen-Holzer, F. (im Druck) Ants as prey of juvenile Anolis lineatopus (Rept., Iguanidae) in prey choice experiments. Z. Tierpsychol.
- Windell, J.T., Sarokon, J.A. (1976) Rate of gastric evacuation in the lizard Anolis carolinensis. Herpetologica 32, 18-23
- Wood, T.K. (1975) Defense in two pre-social membracids (Homoptera:Membracidae). Can. Ent. 107, 1227-1231

Lebenslauf

11.10.1947 geboren in Schwäbisch Hall
1954 - 1958 Besuch der Grundschule in Hamburg
1958 - 1967 Besuch des neusprachlichen Gymnasiums
Heilwigschule in Hamburg
28.2.1967 Abitur an der Heilwigschule in Hamburg
1967 - 1971 Studium der Biologie an der Universität
Hamburg
19.1.1971 Vordiplom der Biologie an der Universi-
tät Hamburg
1971 - 1975 Studium der Biologie an der Ruhr-Univer-
sität Bochum
16.6.1975 Diplom der Biologie an der Ruhr-Univer-
sität Bochum
seitdem Mitarbeiterin der Arbeitsgruppe für
Verhaltensforschung in der Abteilung
für Biologie an der Ruhr-Universität
Bochum.



